ZUR KENNTNIS DER SPERMATOGENESE DER OSTRACODEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
VORGELEGT
DER HOHEN NATURWISSENSCHAFTLICH-MATHEMATISCHEN FAKULTÄT DER
ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT
ZU FREIBURG I. BR.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

VON

JOSEF SCHMALZ

MIT 3 FIGUREN IM TEXT UND 3 TAFELN

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1912

Gedruckt mit der Genehmigung der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

Der Dekan:

Geheimrat
Prof. Dr. Fr. Himstedt

Der Referent:

S. Exzellenz Wirkl. Geheimrat
Prof. Dr. Aug. Weismann

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung.« VIII. Band, 3. Heft.

Inhalt.

Seite

A. Einleitung 407
B. Material und Methode 408
C. Topographische Orientierung 409
D. Spermatogenese 413
1. Keimlager 413
2. Wachstum der Spermatocyten 414
3. Spermatocytenteilungen 418
4. Histogenese der Spermien 425
E. Zusammenfassung 435

A. Einleitung.

Im Sommer 1910 veranlaßte mich Herr Geheimrat Weismann, die Bildung der männlichen Sexualzellen von *Notodromas monacha* näher zu studieren. Dieses Thema lohnte sich deshalb, weil dasselbe seit langen Jahren nie mehr bearbeitet worden war, und weil es gelingen mußte, mit den heutigen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik in die cytologischen Fragen tiefer einzudringen, als dies die früheren Beobachter konnten.

Die einzigen Arbeiten, die die Spermatogenese der Ostracoden zum Gegenstand haben, stammen von Stuhlmann 1886 und Müller 1889. In neuester Zeit hat Schleip (1909) einige Resultate das Wachstum der männlichen Keimzellen betreffend veröffentlicht.

Nachdem ich den Entwicklungsgang der Keimzellen bei *Notodromas monacha* in seinen Hauptzügen eruiert hatte, untersuchte ich zum Vergleich die Spermatogenese einer andern Cypride *Cypris ovum*.

Hier sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Weismann, der den Fortgang meiner Arbeit durch viele Ratschläge und Belehrungen förderte, meinen Dank auszusprechen.

Gleichfalls bin ich den Herren Privatdozenten Dr. Schleip und Dr. Kühn zu Dank verpflichtet für die Unterstützung, die sie mir durch Rat und Tat zuteil werden ließen. Herr Dr. Schleip hat mir in liebenswürdiger Weise seine gesamten Präparate von *Notodromas monacha* zur Verfügung gestellt, was mir erlaubte, mich rasch in das Thema einzuarbeiten.

B. Material und Methode.

Die zur Untersuchung verwandten Tiere der Art *Notodromas monacha* wurden den Altwassern des Rheins bei Breisach entnommen. Dort können sie besonders in einigen Tümpeln und Gräben der linken Rheinseite mit dem Planktonnetz von den oberflächlichen Wasserschichten leicht abgefangen werden. Im Sommer 1910 machte zwar die Erlangung der Tiere anfangs einige Schwierigkeit, da die Hochwasser dieses Jahres die Tümpel, in denen die Tiere am häufigsten vorkommen, überschwemmt hatten. Als im Spätsommer dann tieferer Wasserstand eintrat, waren die Tümpel ziemlich verödet, und nur mit Mühe konnten die Tiere in größerer Menge erhalten werden; in Gefangenschaft blieben sie nur etwa 3—4 Wochen am Leben.

Die andere Cypride *Cypris ovum* stand mir in großen Mengen zur Verfügung; sie wurde in der Umgegend von Freiburg gefunden, besonders häufig in einzelnen Wasserlöchern bei Hugstetten. Die Tiere konnten den ganzen Winter über gut in Gefangenschaft gehalten werden.

Zur Fixierung des Materials wurde hauptsächlich ein Sublimat-Eisessiggemisch verwendet; die Tiere wurden in das nahezu zum Sieden erhitzte Gemisch geworfen und einige Stunden darin belassen.

Nach Einbettung in Paraffin wurden Schnittserien von $7^1/_2$ μ Dicke angefertigt und gefärbt, entweder mit Hämatoxylin nach Delafield und Pikrokarmin oder mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain; bei letzterer Färbung wurde entweder vorgefärbt mit Bordeauxrot oder nachgefärbt mit Lichtgrün.

Zur Untersuchung der fertigen Spermien wurden einzelne Tiere auf Objektträgern zerzupft und ausgestrichen und darauf in heißem Sublimat-Eisessig fixiert.

Die Spezialfärbung auf Mitochondrien nach Benda mit vorausgegangener Fixierung mit Flemmingscher Lösung hatte wenig Erfolg.

C. Topographische Orientierung.

Eine eingehende Schilderung des Sexualapparats der Ostracoden ist bereits von STUHLMANN (1886) gegeben worden; zur Orientierung über den Bau desselben leistet seine Arbeit gute Dienste. STUHLMANN unterscheidet am Geschlechtsapparat folgende Abschnitte: 1. Hoden, 2. Vas deferens und 3. Ejakulationsapparat. Das Vas deferens seinerseits ist wieder zu gliedern in a) den Ausführungsgang des Hodens, b) einen drüsigen Teil mit dem Blindsack und c) das nicht mehr in der Schalenduplikatur liegende Vas deferens im engeren Sinne.

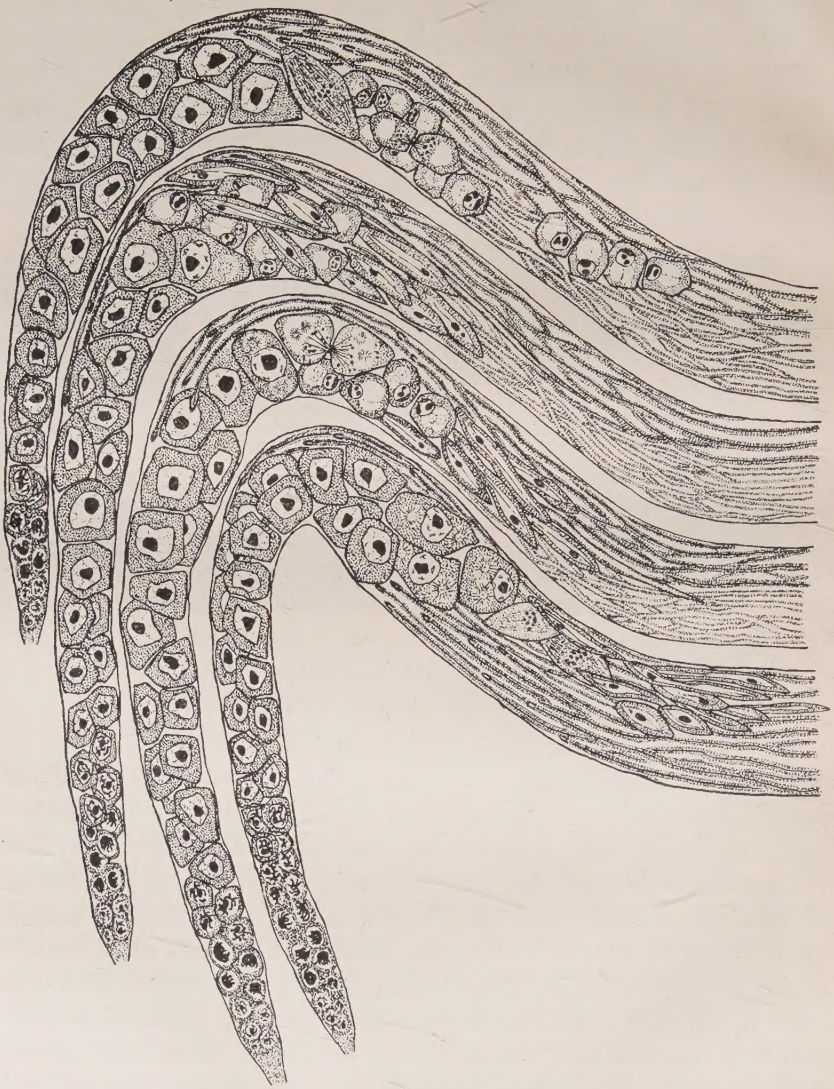
Die Spermatogenese spielt sich bei den Ostracoden nicht bloß in dem Hodenraum ab, sondern ein großer Teil der Histogenese der Spermien vollzieht sich in den verschiedenen Abschnitten des Vas deferens. Die Spermien sind erst fertig ausgebildet, kurz bevor sie in den Ejakulationsapparat entlassen werden. Im Hoden machen die Keimzellen ihr Wachstum und ihre Reifung, sowie die erste Periode ihrer Umwandlung zu Spermien durch.

In der Entwicklung der Keimzellen im Hoden bestehen bei den zwei von mir untersuchten Arten, wie auch schon STUHLMANN feststellte, bezüglich der örtlichen Verteilung und zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsphasen einige Unterschiede. *Notodromas monacha* und *Cypris ovum* stellen bezüglich des Baues der Hoden zwei völlig verschiedene Typen dar; die erstere Art besitzt lange schlauchförmige, die letztere dagegen relativ kurze bauchig verdickte Hoden.

Im folgenden werden an der Hand der Textfigur 1 die Verhältnisse am Hoden von *Notodromas monacha* besprochen; die vier Hoden sind hier abgebildet in ihrer gegenseitigen Anordnung, wie man sie in der Schalenduplikatur liegen sieht. Am stumpfen Ende der Hodenschläuche befindet sich jeweils das Keimpolster. An das Keimlager schließt sich unmittelbar die Zone der Synapsis und des Wachstums der Spermatocyten an; sie erstreckt sich bis zu der Stelle, wo die Hodenschläuche sich unter spitzem Winkel in der Schalenduplikatur umbiegen. STUHLMANN (1886) hat in seiner Arbeit eine Partie des Hodens als Region der großen Zellen beschrieben, die etwa der Wachstumszone entspricht. Die Zellen in der Wachstumszone der Hoden lassen sich nach dem Entwicklungszustand ihrer Kerne gruppieren. Als typisch hervortretendes Stadium am Anfang des Wachstums fällt die Synapsis auf; in der präsynaptischen Zone des Hodens liegen nur einige wenige Folgen von sehr kleinen Zellen; auf die Synapsis folgt bald eine lange Reihe von Zellen, die an Größe immer

mehr zunehmen, während ihre Kerne helle Bläschen mit einem dunkeln Nucleolus in ihrem Innern darstellen.

Textfig. 1.



An der Umbiegungsstelle der Hoden oder kurz dahinter spielen sich die Reifungsteilungen der Spermatocyten ab; sie erfolgen auf einer sehr kurzen Strecke jedes Hodenschlauchs und scheinen sehr rasch zu ver-

laufen. Es werden stets einige wenige maximal herangewachsene Spermatocyten in die Reifungszone vorgeschoben, und diese treten dann nacheinander in die Teilungen ein; dabei liegen bei *Notodromas* die spindelförmig gewordenen Spermatocyten so, daß sie mit der Längsachse des Hodens gleichgerichtet sind. Die Reifungsteilungen erfolgen in jedem Hoden zeitlich unabhängig vom andern. Durch die zweimalige Teilung entstehen vier Spermatiden aus je einer Spermatocyte, die solange an der Stelle, wo sie gebildet werden, liegen bleiben, bis neue in die Reifungszone vordringende Spermatocyten dieselben verdrängen.

Die zu je vier beisammen liegenden Spermatiden vollziehen schließlich ihre histogenetischen Umwandlungen zu reifen Spermien. Die Histogenese der Spermien erstreckt sich wie schon erwähnt nicht nur auf den Rest des Hodens, sondern auch auf den größeren Teil des Vas deferens. Zunächst reihen sich an die Reifungszone im Hoden die rundovalen Spermatiden an, die STUHLMANN als die kleinen Zellen beschrieben hat; er nennt die Zone, in der dieselben auftreten, die Region der kleinen Zellen, während unter dem, was er die Region der großen Zellen nennt, wohl die gesamte davorgelegene Partie des Hodens, welche die Wachstums- und die Reifungszone enthält, zu verstehen ist.

Weiter nehmen die Spermatiden Spindelform an und liegen in dichten Haufen gedrängt beisammen, in einer Zone, die STUHLMANN die Region der Spindelzellen nennt; hier ist jedoch zu bemerken, daß die STUHLMANNschen Regionen der kleinen Zellen und der Spindelzellen sich gegenseitig teilweise durchdringen.

Die spindelförmigen Spermatiden werden schließlich zu Bändern, die anfangs relativ kurz und dick sind, später aber sehr lang und dünn werden. Sie schieben sich mit dem einen Ende gegen den Ausführweg des Hodens hin vor, während das andere Ende durch die Region der Spindelzellen und der kleinen Zellen in die Reifungszone vordringt; wenn die Spermatiden dann dünn und lang geworden sind, ist ihr eines Ende sogar bis in den Endabschnitt der Wachstumszone vorgeschoben worden. Kopf- und Schwanzende haben sich an diesen Spermatiden bereits begonnen zu differenzieren; diese Spermatiden liegen im Hoden in zwei Gruppen geordnet, die einen ragen mit dem Kopfende in die Wachstumszone hinein, während die andern genau umgekehrt liegen und mit dem Kopfende nach dem Ausführweg des Hodens sehen.

Schließlich genügt der im Hoden verfügbare Raum zur Umwandlung der Spermatiden nicht mehr; diese rücken als lange schmale Bänder aus demselben in das Vas deferens vor; dort vollzieht sich ihre weitere Genese. Ihre seitlichen Lamellen bilden sich, wie STUHLMANN schon

beobachtete, erst dort typisch aus, indem sie dort stärker lichtbrechend werden.

Die bandförmigen Spermatiden wandern aus den Hoden zunächst durch den von STUHLMANN so benannten Ausführungsweg der Hoden; sie liegen in diesem in zwei Gruppen, die einen sehen mit dem Kopfende nach dem Hoden, die andern ragen damit in die ferneren Teile des Ausführungswegs hinein. STUHLMANN (1886) und MÜLLER (1889) haben gefunden, daß der letztere Teil der Spermatiden im Ausführungsgang des Hodens eine Umkehrung erfährt, so daß dieselben im Blindsack, der prall mit Spermatiden angefüllt ist, alle so geordnet sind, daß sie mit dem Kopfende voran wieder austreten müssen. MÜLLER sagt, daß der eine Teil der Spermatiden, der mit dem Kopfende nach dem Blindsack gekehrt in den Ausführungsgang des Hodens tritt, in einer Ausbuchtung desselben seine Umkehrung erfährt.

Aus dem Blindsack treten schließlich die völlig differenzierten bandförmigen Spermatiden, an denen eine breite, vom Kopfende bis etwas über die Mitte der ganzen Länge derselben reichende Partie von einer stark verjüngten schwanzartigen zu unterscheiden ist, in das Vas deferens im engeren Sinne ein; anfangs sind die Bänder völlig glatt und liegen immer nur zu wenigen beisammen; wenn sie dann in dem drüsigen Vas deferens weiter vorrücken, erfahren sie eine Spiraldrehung, die am Kopfende beginnt und von dort nach hinten weiterschreitet; anfangs sind es wenig Spiraltouren, die schließlich aber recht zahlreich werden, so daß das Spermium wie ein Seil gewunden aussieht. Die Spermatide scheint diese Spiraldrehung successive zu erfahren, während sie langsam durch den entsprechenden Teil des Vas deferens hindurchgleitet. Die Spiraldrehung ist, wie MÜLLER gefunden hat, beendet, wenn das Spermium die Mitte zwischen Blindsack und Ejakulationsapparat passiert; das Spermium umgibt sich noch mit einer gallertigen Hülle und ist fertig entwickelt.

Während sich also bei *Notodromas* die Spermatogonienteilungen sowie das Wachstum und die Reifungsteilungen der Spermatocyten in einem beschränkten Teile des Hodens abspielen, erfährt die Histogenese der Spermien erst ihre Beendigung, wenn die Spermatiden am Ende des Vas deferens angelangt sind.

Etwas anders als bei *Notodromas monacha* liegen die Verhältnisse im Hoden von *Cypris ovum*. Am stumpfen Ende der bauchig aufgetriebenen Hoden liegt das Keimpolster, daran schließt sich die Wachstumszone an. Unmittelbar an die maximal herangewachsenen Zellen der Wachstumszone angereiht findet man jedoch im Hoden meistens einen dichten

Haufen von Spermatiden, die alle auf ungefähr der gleichen Entwicklungsstufe stehen, die also entweder kleine ovale Zellen, oder Spindelzellen oder schlauch- oder bandförmige Spermatiden darstellen; eine konstante Reifungszone der Spermatiden kann also hier nicht nachgewiesen werden. Der Grund liegt darin, daß die Reifung der Spermatocyten bei *Cypris ovum* nicht kontinuierlich wie bei *Notodromas* vor sich geht, sondern bloß zu gewissen Zeitpunkten durch ein ruckweises Vorrücken einer bestimmten Anzahl von maximal herangewachsenen Spermatocyten in den bauchig erweiterten Teil des Hodens, in dem sie sich dann rasch in je vier Spermatiden teilen, die in einem dichtgedrängten Haufen beisammen liegen bleiben; die eben gebildeten Spermatiden müssen allmählich zu bandförmigen Zellen heranreifen; diese bilden dann ein wirr verschlungenes Knäuel in dem bauchigen Hoden im Gegensatz zu *Notodromas*, wo sie alle in einem bestimmten Sinne entweder mit dem Kopfe nach der Reifungszone oder mit dem Kopfe nach dem Ausführungsweg des Hodens gekehrt angeordnet sind. Wenn der Schwarm von bandförmigen Spermatiden in den Ausführungsgang des Hodens weiterwandert, dann ist im Hoden Platz geschaffen für einen weiteren Schub von Spermatocyten, die sich zu den Reifungsteilungen anschicken können. Analoge Verhältnisse herrschen auch im Hoden von *Cypris punctata*, was STUHLMANN bereits beschrieben hat. Die weitere Umwandlung der Spermien im Vas deferens verläuft im wesentlichen analog der bei *Notodromas monacha*.

D. Spermatogenese.

Nach der vorausgegangenen topographischen Übersicht über den Verlauf der Entwicklung der Keimzellen in den Sexualorganen von *Notodromas monacha* und *Cypris ovum* kann dazu geschritten werden, die Genese der Geschlechtszellen in ihren einzelnen Phasen näher zu schildern. Es werden im folgenden die Verhältnisse für *Notodromas* meist eingehend besprochen und daran anschließend diejenigen für *Cypris ovum* vergleichsweise herangezogen.

1. Keimlager.

Am blinden Ende der Hoden liegt jeweils das Keimpolster; dasselbe stellt ein Syncytium mit sehr kleinen Kernen dar; es ist an dem vorhandenen Material von *Notodromas monacha* und *Cypris ovum* nicht möglich gewesen, irgendwelche Teilungstadien der Spermatogonien zu erkennen oder die letzteren von den präsynaptischen Stadien der Spermatocyten zu unterscheiden.

2. Wachstum der Spermatocyten.

Die räumliche Ausdehnung der Wachstumszone der Keimzellen im Hoden von *Notodromas* und von *Cypris ovum* ist bereits besprochen worden, daher kann gleich dazu übergegangen werden, die einzelnen Wachstumsphasen der Keimzellen zu schildern. Während der Wachstumsperiode erfährt der Zellkörper wie stets so auch hier eine beträchtliche Volumzunahme, und am Kern vollziehen sich die auch bei andern Objekten beschriebenen typischen Veränderungen.

Die eben ins Wachstum eingetretenen Spermatocyten haben ein Aussehen, wie es durch Fig. 1 wiedergegeben wird. Es finden sich stets bloß eine bis zwei Folgen von Zellen von diesem Entwicklungszustand im Hoden. Die Zellen sind sehr klein und weisen einen äußerst zarten Bau auf. Der Kern ist im Verhältnis zu der Menge des ihn umgebenden Plasmas recht groß. In den mehr oder minder kugelförmigen Zellen ist der helle Kern central gelegen und hebt sich vom Plasma scharf ab. In seinem Innern treten die durch die üblichen Farbstoffe tingierbaren Elemente deutlich hervor. Dies ist einmal der in der Einzahl vorhandene kugelige Nucleolus, welcher sich dunkel färbt, völlig dicht aussieht und meist exzentrisch im Keimbläschen, oft nahe an dessen Oberfläche, liegt. Als weiteres färbbares Element tritt das Chromatin des Kernes in Erscheinung; die chromatische Substanz durchzieht den Kern als Fadenwerk, das sich sowohl oberflächlich als auch nach allen Richtungen durch das Kerninnere ausbreitet. Die fädige Chromatinmasse weist nicht an allen Stellen die gleiche Dichte auf, sondern bildet eine Menge knötchenartiger Verdickungen an den verschiedensten Punkten der Fäden, so daß diese ein perlschnurartiges Gefüge erhalten.

Das Plasma läßt eine homogene Grundsubstanz von feiner schaumiger Struktur erkennen, in welcher gröbere, dunklere Körnchen in großer Zahl eingelagert sind; diese Körnchen sind über das ganze Plasma regelmäßig verteilt.

Nach dem in Fig. 1 abgebildeten Spermatocyten folgen im Hodenschlauch solche, die sich schrittweise verändern. Ihr fädiges Chromatingerüst verdichtet sich und bildet einzelne kompakte stark gefärbte Chromatinzüge aus (Fig. 2), welche sich an manchen Stellen in größerer Zahl anhäufen. Neben der Verdichtung der einzelnen Fadenschlingen läuft eine starke Kontraktion des gesamten Fadenwerks her. Die vorher über die Kernperipherie zerstreuten Fadenschleifen werden nun in das Kerninnere hereingezogen, und dort ballen sie sich zu einem dichten unentwirrbaren Fadenknäuel zusammen; dieses Knäuel verlagert sich meistens

in eine Kernhälfte und überdeckt oft den Nucleolus ganz, sehr oft läßt es denselben auch in der andern Kernhälfte frei liegen (Fig. 3, 4 und 5). Dieser einseitige Kontraktionszustand des Chromatins, die Synapsis, dauert im Hoden von *Notodromas* etwa zwei bis drei Zellfolgen. Die Synapsis ist von Woltereck (1898) auch im Ovarium des Weibchens gefunden worden. Ebenso beschreibt Schleip (1909) dieselbe bei Weibchen und Männchen der verschiedensten Ostracodenarten.

Bei *Cypris ovum* durchläuft die Spermatocyte ebenfalls das Synapsisstadium (Fig. 6). Dort unterscheidet sich das Knäuel von dem bei *Notodromas* durch die geringere Dicke der einzelnen Fadenschleifen.

Die Frage, ob das Synapsistadium eine wirkliche, in die Reihe der Keimzellenentwicklungszustände gehörige Phase oder bloß einen künstlich durch Reagenzien hervorgerufenen Kontraktionszustand des Chromatins darstellt, habe ich nicht versucht nachzuprüfen. Schleip kam in dieser Hinsicht zu dem Resultat, daß die Synapsis bei den Ostracoden kein Kunstprodukt ist; er hat bei seinen Untersuchungen die Synapsis auch am lebenden Material stets aufgefunden. Daher darf man annehmen, daß die Synapsis hier wie bei allen Ostracoden eine konstante Erscheinung in der Entwicklung der Keimzellen darstellt.

Betreffs der Wertigkeit der Chromatinelemente während der Synapsis kam Schleip zu dem Ergebnis, daß die Chromatinfäden eine Längsspaltung aufweisen und daher als bivalente Elemente zu betrachten sind; ferner zwingt die Tatsache, daß aus dem Synapsisknäuel oft eine Anzahl freier längsgespaltener Fadenenden herausragen, zu der Annahme, daß die Chromosomen schon bei der Synapsis als einzelne freie Individuen vorhanden sind. An dem von mir untersuchten Material war es nicht möglich, eine bestimmte Entscheidung herbeizuführen, ob in der Synapsis die Fäden einfach oder doppelt sind.

In den bisher beschriebenen Spermatocyten lag der Nucleolus stets exzentrisch im Kern, oft ganz peripher, und war immer kugelförmig und völlig dunkel gefärbt.

Das Plasma zeigt auch bei der Synapsis und allen späteren Wachstumsstadien der Spermatocyten die schon geschilderte Granulation. Bei *Cypris ovum* ist dieselbe gleichfalls vorhanden; die Korngröße ist dort jedoch bedeutend geringer als bei *Notodromas*.

An die Synapsiszone schließen sich im Hoden von *Notodromas* etwa zwei bis drei Folgen von Zellen an, in denen sich das Chromatinknäuel des Kernes auflockert; die Fadenschleifen verteilen sich wieder über den ganzen Kernraum (Fig. 7, 8 und 9) und stellen breite, dunkelgefärbte Bänder dar. Der Nucleolus hat nicht nur an Volumen beträchtlich zu-

genommen, sondern er läßt jetzt auch in seinem Innern Partien erkennen, die auf die Farbstoffe verschieden reagieren; es treten in ihm eine oder mehrere Vacuolen auf.

Die Chromatinbänder erfahren weiterhin eine starke Kontraktion (Fig. 10), so daß sie auf einer an die vorigen Stadien unmittelbar anschließenden Entwicklungsstufe als einzelne frei im Kernlumen liegende Individuen hervortreten. Die nun ausgebildeten Chromosomen sind dicht aussehende Schleifen oder Bänder, welche meist S-förmig gewunden sind und an ihren Enden oft knotige Verdickungen zu haben scheinen. Die Zahl der Chromosomen beträgt bei *Notodromas* acht; sie sind vorzugsweise peripher in den Kern eingelagert.

Auch im Hoden von *Cypris ovum* lockert sich das Synapsisknäuel auf und liefert frei im Kern liegende Chromosomen (Fig. 11). Ihre Zahl läßt sich jedoch nicht feststellen, da die einzelnen Chromatinfäden sehr dünn und lang sind, so daß sie im Kern wirr durcheinander laufen.

Die Wertigkeit der Chromosomen ist hier an dem untersuchten Material nicht einwandsfrei festzustellen, manchmal scheint zwar das Aussehen von einzelnen Endstücken der Chromatinbänder darauf hinzuweisen, daß diese als bivalente Elemente zu betrachten sind. Sicher gelang mir der Nachweis der Doppelwertigkeit der Chromosomen erst bei späteren Entwicklungsstadien. Schleip hat jedoch an seinen Objekten die Bivalenz der Chromosomen schon auf diesen Stadien eindeutig bewiesen; demnach wird sie auch hier anzunehmen sein, zumal da die Chromosomenzahl acht der hier beschriebenen Spermatocyten die Hälfte der somatischen Chromosomenzahl bei *Notodromas* beträgt; in den Furchungszellen beträgt die Chromosomenzahl bei *Notodromas*, wie Schleip sagt, zweifellos 16.

Aus Fig. 10 ist ferner zu ersehen, daß die Spermatocyte seit der Synapsis an Volumen zugenommen hat; die Zunahme des Kernes ist etwa proportional der des Plasmas. Der Kern ist ein helles Bläschen, das sich vom Plasma durch eine scharfe Kontur abhebt. Der Nucleolus liegt wie vorher etwas exzentrisch, ist relativ groß und zeigt eine vacuoläre Struktur.

Nachdem in der Spermatocyte die Chromosomen als frei im Kern liegende Individuen isoliert worden sind, erfahren dieselben in der folgenden Entwicklung der Spermatocyte eine rasche Veränderung. Während die Zelle mit dem Kern an Größe zunimmt, verwandeln sich die Chromosomen, die zuvor dicht und dunkel gefärbt waren, in Fäden, die ein lockeres Gefüge besitzen. Sie nehmen an Länge zu und entfärben sich stellenweise; die Chromatinsubstanz färbt sich nur da, wo sie scheinbar noch in größeren

Komplexen angehäuft auf dem Faden liegt, stark dunkel; solche dunkel und weniger dunkel gefärbte Partien des Fadens wechseln häufig miteinander ab, so daß der Faden mit einer Unzahl von knötchenartigen Verdickungen besetzt zu sein scheint (Fig. 12, 13 und 14). Die Chromatinfäden verlaufen vorzugsweise auf der Kernoberfläche und erwecken streckenweise den Eindruck, als seien sie Doppelfäden.

Bei *Cypris ovum* tritt eine entsprechende Auflockerung der Chromatinfäden ein (Fig. 15).

Mit dem sukzessiven Unsichtbarwerden der Chromosomen beginnt die Spermatocyte erst ihr eigentliches Größenwachstum; ihr Volumen vergrößert sich bedeutend, so daß es schließlich ein Mehrfaches des Volumens der ersten Wachstumsstadien ausmacht. Die hier folgenden Wachstumsstadien erstrecken sich bei *Notodromas* auf eine größere Anzahl von Zellfolgen der Hoden und reichen, wie an anderm Orte schon besprochen, bis zur Umbiegungsstelle derselben. Die Volumenzunahme der Keimzellen betrifft nun vor allem das Plasma, während der Kern sich relativ wenig vergrößert.

Vergleicht man die absolute Größe der Spermatocyten von gleichem Entwicklungszustand bei den beiden Arten *Notodromas* und *Cypris ovum*, so ergibt sich, daß stets die Spermatocyten von *Cypris ovum* um ein nicht unbedeutendes Teil größer sind als die von *Notodromas*. Dies muß sehr überraschen, wenn man in Betracht zieht, daß die Art *Cypris ovum* eine viel geringere Körpergröße besitzt als *Notodromas*. Auch bei den fertigen Spermien bleibt dieses eigentümliche Verhältnis der absoluten Größen bei den zwei Arten bestehen.

Die Auflockerung der Chromosomen schreitet bei *Notodromas* weiter, bis dieselben nahezu völlig unsichtbar werden. Die chromatische Substanz wird als Mikrosomen über den Kern verteilt; an manchen Stellen bleiben die Mikrosomen anfangs in dichteren Haufen gedrängt liegen und bilden stärker färbbare Komplexe von chromatischer Substanz (Fig. 16 und 17). Der Kern wird schließlich zu einem hellen Bläschen, in dem nur der große Nucleolus scharf ins Auge springt. Dieser liegt meist exzentrisch, färbt sich dunkel und ist von einer Anzahl heller Vacuolen durchsetzt (Fig. 18 und 19). Die Chromosomen verschwinden dann fast vollständig; man sieht teils auf der Kernperipherie, teils im Kerninnern bloß noch ein äußerst blasses Fadenwerk verlaufen, das in Beziehung zu den Chromosomen steht. Die Fäden ordnen sich oft wie die Speichen eines Rades in bezug auf den Nucleolus an.

Bei *Cypris ovum* erfolgt diese letzte Veränderung der Chromosomen nicht, sondern nachdem sich die Chromosomen zu langen, perlschnur-

artig aussehenden Fäden aufgelockert haben, behalten sie dieses Aussehen bei (Fig. 20 und 21). Einzelne körnig-fädige Schleifen durchziehen das Kerninnere, während die übrigen Fadenschleifen in wirr verlaufenden Windungen sich vorzugsweise auf der Kernperipherie ausbreiten; der Kern zeigt dann meist unregelmäßige Konturen; der Nucleolus liegt auch hier als große dunkle Kugel meist exzentrisch im Kern.

Wenn die Spermatocyten ihr maximales Volumen erreichen, also am Ende der Wachstumszone des Hodens anlangen, erscheinen im Kern wieder mehr oder minder färbbare Fadenzüge. Die Herausdifferenzierung der Chromosomen, welche in der ersten Prophase der Reifungsperiode zum Abschluß kommt, beginnt sich schon anzubahnen, und schon jetzt läßt sich mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten, daß die Chromosomen Doppelfäden darstellen (Fig. 22).

Im Plasma der zur maximalen Ausdehnung herangewachsenen Spermatocyten von *Notodromas* tritt stets die Bildung von unregelmäßig geformten, dunkel färbbaren Substanzmassen auf. Die Zahl und das örtliche Auftreten dieser Plasmaeinschlüsse in den Spermatocyten scheinen keiner Gesetzmäßigkeit zu unterliegen; oft befinden sie sich in unmittelbarer Nähe der Zelloberfläche (Fig. 18, 19 und 22). Woltereck hat in den Ovocyten von Ostracoden zuerst solche Einschlüsse des Plasmas festgestellt und als Dotterkerne beschrieben, und ist der Ansicht, daß diese Dotterkerne als Stoffwechselprodukte zu betrachten sind und eventuell in Beziehung zum Nucleolus stehen. Die hier in den Spermatocyten vorhandenen Gebilde sind wohl sicher als den Dotterkernen der Ovocyten analoge Bildungen zu anzusehen. Wenn die Spermatocyten sich anschicken in die Reifungsperiode einzutreten, verschwinden diese Dotterkernbildungen vollständig.

Stuhlmann beschreibt in den maximal herangewachsenen Spermatocyten das Vorkommen von Vacuolen im Plasma; es ist mir nicht gelungen dieselben wieder festzustellen; vielleicht sind dieselben identisch mit den Dotterkerngebilden.

3. Spermatocytenteilungen.

An der Umbiegungsstelle des Hodens liegt bei *Notodromas* die sich nur auf eine kurze Partie desselben erstreckende Zone der Spermatocytenteilungen. Dieselben verlaufen anscheinend ziemlich rasch und folgen ohne interkinetisches Ruhestadium des Kernes unmittelbar aufeinander.

Bei *Cypris ovum* war es infolge der erwähnten zeitlichen Verhältnisse des Ablaufs der Teilungen nicht möglich, die Teilungsstadien der Sper-

matocyten lückenlos aufzufinden. Daher beschränkt sich die im folgenden gegebene Schilderung auf die Art *Notodromas monacha*.

Eines der ersten Stadien der Prophase der ersten Reifungsteilung ist in Fig. 23 wiedergegeben. Der Kern liegt exzentrisch in der Zelle und in den umfangreichen Plasmakörper der Spermatocyte sind außer dem Kern die hier schon in der Zweizahl vorhandenen Centrosomen eingelagert; außerdem findet man in den peripheren Teilen der Spermatocyte da und dort die letzten Reste der zuvor beschriebenen Dotterkerne.

Das Plasma der Spermatocyten zeigt in der Reifungsperiode nach wie vor seine typische Granulation; nur bei den eben in Teilung begriffenen spindelförmigen Spermatocyten tritt dieselbe gegenüber den in der Zelle entstehenden Faserstrukturen in den Hintergrund.

Die Centrosomen mit ihren Sphären erscheinen in der Spermatocyte recht unvermittelt, indem es während der ganzen Wachstumsperiode nie möglich war, in einer Spermatocyte ein Gebilde zu entdecken, das dem Centrosoma entspräche. Überraschen darf diese Tatsache nicht, da das Centrosoma mit seiner Sphäre auch auf diesem Entwicklungsstadium, wo es schon in der Zweizahl vorhanden ist, ein äußerst zartes Gebilde darstellt, welches sich färberisch nur wenig vom umgebenden grobkörnigen Plasma abhebt. Jedes Centrosoma ist eine kleine helle Plasmakugel von homogener Struktur, die in ihrem Innern ein kornförmiges, schwarzes Centriol besitzt. Um das Centrosoma herum ordnet sich eine zarte strahlige Sphäre an, welche die Farbe der Plasmastoffe in verstärktem Maße aufnimmt.

Der Kern erscheint als helle Blase in der Spermatocyte; sein exzentrisch gelegener Nucleolus ist von mehreren hellen Vacuolen durchsetzt. Von besonderem Interesse ist das hier deutlicher in die Erscheinung tretende chromatische Fadenwerk des Kernes. Die Chromosomen lassen sich unzweideutig als Doppelfäden erkennen (Fig. 23 und 24). In Fig. 24, welche eine Zelle wiedergibt, die so angeschnitten ist, daß bloß ein Centrosoma mit dem Kern im Schnitte liegt, tritt die Struktur der Doppelchromosomen deutlich hervor. Sie haben noch ein lockeres, perlschnurartiges Gefüge, und ihre Enden sind meist zweigespalten.

Während der nun folgenden Stadien der Prophase geht die Spermatocyte eine wesentliche Veränderung ihrer Form ein, Hand in Hand mit einer Lageveränderung der Cytocentren. Die Spermatocyte erhält eine länglichovale Gestalt, während die beiden Centrosomen sich voneinander entfernen; diese wandern beiderseits um den Kern herum, bis sie auf entgegengesetzten Seiten desselben liegen (Fig. 25). Bei diesem Auseinanderrücken der Centrosomen teilt sich das in jedem derselben gelegene Centriol

in zwei Tochtercentriole, welche noch innerhalb eines einheitlichen Centroplasmahofs gelegen oft durch eine Centrodesmose verbunden bleiben.

Im Kern gehen gleichfalls Veränderungen vor; die homogene Kerngrundmasse färbt sich zunächst etwas, so daß der Kern als trübe Blase in der Zelle liegt; im Innern des Kernes fällt der große Nucleolus ins Auge, außerdem aber auch die hier typisch gestalteten Doppelchromosomen. Die Doppelstäbchen oder -schleifen haben häufig zwiegespaltene Enden; sie haben sich bedeutend kontrahiert und färben sich ziemlich stark; häufig sieht man Doppelstäbchen, die nicht nur an ihren Enden auseinander weichen, sondern auch in ihrer Mitte, wie wenn sie eine Stauchung in der Längsachse erfahren hätten (Fig. 25).

Fig. 26 gibt eine Zelle wieder, die auf derselben Entwicklungsstufe steht wie die in Fig. 25; man sieht hier jedoch in polarer Richtung auf dieselbe; außerdem ist bloß die Hälfte der Zelle gezeichnet, die in einem Schnitte lag. Man erkennt daran das Centrosoma mit den zwei Centriolen und der Sphäre, die über dem trüben Kern liegen, in welch letzterem eine Anzahl Chromatinelemente sichtbar sind.

Die Spermatocyte nähert sich nun der Spindelform, wobei die Centrosomen allmählich gegen die Zellpole rücken. Der Kern grenzt sich gegen das Plasma nur noch durch unscharfe Umrisse ab, da eine Kernmembran offenbar nicht mehr vorhanden ist und der Kernsaft sich beinahe so stark mit den Plasmafarbstoffen färbt wie das Plasma. Die Chromosomen erfahren eine weitere Kontraktion und Verdichtung zu kurzen Doppelstäbchen oder Ringen (Fig. 27).

Etwas andere Gestalt haben die Doppelchromosomen in der Prophase der ersten Reifungsteilung bei *Cypris ovum*; dort stellen sie Kreuzfiguren oder X-förmige Gebilde dar (Fig. 28). Die Eigentümlichkeit soll hier nicht unerwähnt bleiben, daß bei dieser Art stets ein Chromosom bei seiner Herausdifferenzierung aus dem lockeren Faden zu dem kompakten Doppelchromosom sich gegenüber den andern Chromosomen verspätet.

Während schließlich die Abgrenzung des Kernraums vom Plasma gänzlich schwindet, erfahren die Chromosomen eine letzte Kontraktion und werden zu ganz kompakten Körperchen, deren Doppelnatur nicht mehr erkannt werden kann. Der Kernsaft verteilt sich im Cytoplasma, und der Nucleolus erleidet eine allmähliche Auflösung. Die Chromosomen liegen nun ungeordnet in der Spermatocyte; Fig. 29 zeigt eine solche in schiefer Richtung zur Längsachse gesehene Spermatocyte, in der auch schon die erste Andeutung einer Spindelfaserung vorhanden ist. Darauf ordnen sich die Chromosomen in die Äquatorialebene der Spermatocyte ein, und das Spindelfasersystem, das zuvor schon angelegt

wurde, bildet sich weiter aus, während der Nucleolus völlig verschwindet. Die Centrosomen nehmen ihren Platz an den Zellpolen ein, werden zu hellen Bläschen und beherbergen in ihrem Innern je zwei kornförmige schwarze Centriolen (Fig. 30). Indem sie die Sphäre, von der sie zuvor umgeben waren, völlig einbüßen, rücken sie immer mehr auf die spitzen Zellpole hinaus, so daß sie bei beginnender Metaphase fast an die Zelloberfläche anstoßen und nur noch einen dünnen Plasmaraum um sich haben (Fig. 33—35). Es divergiert nun von den Centrosomen aus das die ganze Spermatocyte mit Ausnahme eines dünnen plasmatischen Mantels erfüllende Spindelfasersystem, welches sich in zwei Teile gliedert, einmal in eine centrale Faserspindel, die in ihrem Äquator die Chromosomen einschließt, und dann in ein peripheres System von Fasern, welches die centrale Spindel als Hülle mantelartig umgibt.

Die im Äquator der centralen Faserspindel gelegenen acht Chromosomen haben polygonale Umrisse und stellen plattgedrückte Körperchen dar, die ganz kompakt sind und sich vollkommen dunkel färben. Die Achtzahl der Chromosomen ist auf Querschnitten durch den Äquator von spindelförmigen Spermatocyten sehr gut ersichtlich (Fig. 31 und 32).

Bei der Metaphase der ersten Spermatocytenteilung haben die auseinander rückenden, eben geteilten Chromosomen das Aussehen von Pfeilspitzen, deren Spitze nach den Zellpolen gerichtet ist (Fig. 33 und 34). In manchen Spermatocyten kommt es vor, daß die Chromosomen sich nicht alle zu demselben Zeitpunkt teilen, daß einzelne derselben sich erst in zwei Teile trennen, wenn die andern schon längst weit auseinander gewandert sind (Fig. 35).

Über die Reduktionsfrage möchte ich mich hier nicht bestimmt äußern. Denn es ist erstens nicht zu entscheiden, ob die Doppelstäbchen der Prophase längsgespaltene Chromosomen oder der Länge nach gepaarte Einzelchromosomen sind, zweitens kann die Teilungsebene der in der Äquatorialplatte vorhandenen Chromosomen nicht mit Sicherheit auf die Spalte in den Doppelstäbchen der Prophasen zurückgeführt werden (vgl. Schleip).

In den Anaphasen der ersten Teilung treten in der Spermatocyte wichtige Erscheinungen auf. Zunächst verliert sich die Faserstruktur des peripheren Fasersystems, und das Cytoplasma stellt wieder seinen grobkörnigen typischen Aufbau her, wie er vor der Teilung bestand. Das centrale Fasersystem persistiert dagegen noch längere Zeit und zieht von einer Tochterchromosomengruppe zur andern als ein Bündel von nahezu parallelen einzeln schwach gewellten Faserzügen (Fig. 36). Das polare Fasersystem geht genau so wie das periphere frühzeitig der Auflösung

entgegen. Die Zelle verliert ihre Spindelform, im Äquator schnürt sie sich ein, und die Zellenden schwellen auf; dabei sinken die Centrosomen von der Oberfläche in die Tiefe des Plasmas hinein und umgeben sich von neuem mit einer Sphäre. Besonders deutlich hebt sich die Sphäre in den folgenden Stadien von dem umgebenden Plasma ab, ihr Strahlensystem wird von einem hellen homogenen Hof umgeben.

Die Chromosomen liegen anfangs beiderseits in einer Gruppe beisammen, sind klein, stäbchenförmig und haben kolbig verdickte Enden; teilweise sind sie in der Mitte etwas eingeschnürt und deuten den Beginn einer Zweiteilung an, welche späterhin auch wirklich erfolgt.

Die Zelle schreitet schließlich zur Durchschnürung in zwei Tochterspermatocyten; ihre äquatoriale Zone erfährt tiefe Einbuchtungen, bis die beiden Teilhälften nur noch durch eine schmale Brücke miteinander in Verbindung stehen (Fig. 37). In jeder Tochterspermatocyte fallen dann dreierlei Strukturelemente in die Augen, einmal die von hellen Höfen umhüllten Centrosomen, dann die zweigeteilten in Haufen beisammen liegenden Chromosomen und schließlich die Reste der Fasern der Centralspindel.

Die Centralspindelfasern stellen die schmale Brücke her, durch die die Zellhälften noch verbunden sind; die Zellspindel ist äquatorial vollständig zusammengeschnürt worden, ihre Fasern bilden einen Doppelkegel, der als sanduhrförmiges Gebilde in beide Zellhälften hineinragt, und an der Einschnürungsstelle der Zelle liegt eine Zellplatte, ein Gebilde, das bei vielen Objekten konstatiert worden ist und in neuerer Zeit oft als Zwischenkörper beschrieben wird. Dieser Zwischenkörper persistiert sehr lange, er ist zwischen den Spermatocyten zweiter Ordnung noch sichtbar, wenn sie sich schon längst endgültig geteilt haben und wenn die Centralspindelfasern im Plasma schon völlig verschwunden sind (Fig. 38).

An der Basis der Spindelfaserkegel liegen die Chromosomen in Haufen in den Spermatocyten; sie sind beträchtlich aufgequollen und jedes Chromosom ist in zwei kugelförmige Hälften zerfallen; je zwei solcher halbierten Chromosomen sind in einen hellen Hof eingelagert; somit zählt man in jeder Spermatocyte zweiter Ordnung acht solcher Zweiergruppen.

Das mit einer Sphäre umgebene und in einen hellen Hof eingeschlossene Centrosoma hat seine frühere polare Lage in jeder Tochterzelle aufgegeben; es hat einen Kreisbogen von 90° beschrieben, so daß es sich jetzt im Verhältnis zu seiner früheren Lage seitlich von den Chromosomen befindet; weiter hat es sich in zwei von je einer Sphäre umhüllte Tochtercentrosomen geteilt, und zugleich ist auch an dem das Cytocentrum um-

gebenden Hof die Andeutung einer bald erfolgenden Zweiteilung zu sehen. Die neuen Centrosomen sind relativ klein und besitzen kleine Sphären.

Die Veränderungen der Spermatocyten während der Prophase der zweiten Reifungsteilung werden durch die Fig. 38 illustriert. Der von der ersten Teilung herstammende Zwischenkörper ist noch an dem einen Zellpol sichtbar, wo auch noch ein Bruchstück der Schwesterzelle gezeichnet ist. Der Spindelrest ist verschwunden. Hingegen sind die Centrosomen auseinander gerückt, und die Zelle hat sich angeschickt spindelförmig zu werden. Die Centrosomen gleich wie ihre Sphären haben sich bedeutend vergrößert, und in ihrem Innern ist ein doppeltes Centriol deutlich sichtbar. Der helle Hof, der zuvor jedes Cytocentrum umgab, ist nun im Schwinden begriffen, gleichzeitig treten im Plasma helle Vacuolen auf, die sich im Cytoplasma längs den hier schon schwach angedeuteten Spindelfasern in langen schmalen Reihen anordnen.

In dem hier noch seine typische Granulation aufweisenden Cytoplasma liegen zwischen den Cytocentren die acht je in einen hellen Hof eingeschlossenen Zweiergruppen, welche sich unterdessen insofern verändert haben, als die einzelnen Elemente größer geworden sind und Stäbchenform erhalten haben, so daß wieder deutliche Doppelchromosomen vorhanden sind.

Während der Interkinese tritt keine Umwandlung der Kernelemente zu einem Ruhekern ein. Zu Ende der Prophase der zweiten Reifungsteilung rücken die Centrosomen weiter auseinander und machen in der Folge dieselben Veränderungen durch wie bei der ersten Teilung, indem sie ihre Sphären verlieren, während sie an den Polen der spindelförmig gewordenen Zelle anlangen, deren Oberfläche sie wieder fast erreichen.

Die sich zur Zellteilung anschickenden spindelförmigen Spermatocyten zweiter Ordnung unterscheiden sich von den Spermatocyten erster Ordnung einmal durch etwas geringere Größe und dann durch die Struktur des Plasmas. Auch hier nimmt dasselbe nahezu vollständig einen faserigen Bau an; das Fasersystem scheint hier jedoch beträchtlich lockerer zu sein, da zwischen den Spindelfasern lange Reihen von hellen Vacuolen erscheinen.

Die Metaphase und Anaphase verläuft bei der zweiten Reifungsteilung wie bei der ersten (Fig. 39). Die Chromosomenhälften, welche gegenüber den früheren Stadien eine starke Kontraktion erlitten haben, rücken gegen die Zellpole.

Die Vorgänge, die sich abspielen kurz bevor die Zellhälften sich trennen, sind von besonderem Interesse. Sie werden durch die Fig. 40—44 erläutert.

Die Tochterzellen hängen auch hier wie bei der ersten Teilung durch die Reste der sich einschnürenden Centralspindel zusammen; die periphere Faserspindel ebenso wie die Polspindelfasern verschwinden frühzeitig und machen der von neuem auftretenden Granulation des Plasmas Platz. Das Centrosoma verlagert sich von dem sich abstumpfenden Zellpol mehr in das Zellinnere und erhält von neuem eine Sphäre. Ähnlich wie am Ende der ersten Teilung sieht man auch am Ende der zweiten Teilung (Fig. 44) das Centrosoma mit seiner strahligen Sphäre sich von einem hellen Hof abheben, dessen Bildung sich hier schrittweise beobachten läßt. Anfangs lagert sich ein Kranz von hellen Vacuolen am äußeren Umfang der Sphäre an (Fig. 40—43); diese Vacuolen scheinen Abkömmlinge zu sein von den zuvor in langen Reihen zwischen den Spindelfasern gelegenen Vacuolen der Spermatocyte. Diese Vacuolen verschwinden zuerst aus dem äquatorialen Teile und sind noch als langgezogene Streifen gegen die Sphären hin zu sehen. Durch Wanderung derselben nach dem Zellpol und Verschmelzung zu größeren Alveolen entsteht offenbar die helle Alveolenmasse, die am äußeren Umfang der Sphäre zwischen den Strahlen auftritt; die Alveolen verschmelzen zu einem einheitlichen hellen Feld, so daß die Strahlen der Sphäre schließlich nirgends mehr bis an das äußere Plasma reichen, sondern innerhalb des hellen Hofes ihr Ende finden. In jeder Spermatide ist dann das Centrosoma, das zwei Centriolen beherbergt, in einen hellen Raum eingeschlossen (Fig. 44), der das Idiozom der Spermatide bildet, welches den Anforderungen der Definition des Idiozoms von Meves völlig genügt als eine die Centralkörper umschließende, spezifische Hülle.

Die Chromosomen werden nach der Zellteilung einzeln in helle Vacuolen eingeschlossen und bilden, indem sie an Volumen beträchtlich zunehmen, die Karyomeren der Spermatide.

Während des Verlaufs der beiden Spermatocytenteilungen war das Verhalten des Cytocentrums von besonderem Interesse. Sein Nachweis gelang zu Beginn der Prophase I, wo es bereits in Doppelzahl vorhanden ist; jedes Cytocentrum stellt hier eine helle Centroplasmakugel (Centrosom) dar mit einem deutlichen Centriol im Innern und ist umgeben von einer feinen Strahlung. Schon während der weiteren Prophase der ersten, wie nachher auch der zweiten Teilung verdoppelt sich in dem Centrosom das Centriol. Während der späteren Teilungsstadien (I. und II. Teilung) zeigen die um das Centrosom liegenden Differenzierungen einen eigentümlichen, sich wiederholenden Wandel. Mit der Streckung der Zelle in der Metaphase geht die Strahlung um die Centrosomen völlig verloren und die letzteren befinden sich ganz oberflächlich an den Zellpolen. Während

der Anaphasen sinken sie wieder in die Tiefe des Plasmas und werden von neuem von einer Strahlung umgeben; diese wird unter Zuzug von hyalinen Elementen aus dem umgebenden Plasma in einen hellen Hof eingeschlossen. Entsprechend der vorbereitenden Centriolenteilung teilen sich nun auch die Centrosomen mit ihren Sphären und Höfen. Die beiden letzteren schwinden während der Metaphase der zweiten Teilung wieder, während sie nach der Telophase II zu den Idiozomen der Spermatiden werden.

Die sich während der beiden Teilungen wiederholenden Veränderungen an den äußeren Differenzierungen des Cytocentrums lassen sich nicht unmittelbar mit den cyklischen Veränderungen vergleichen, die Vejdowsky und Mrazek (1903) am *Rhynchelmis*-Ei nachgewiesen haben. Über feinere Einzelheiten, die sich an jenem Objekt erkennen ließen, war hier infolge der Kleinheit der Cytocentren nichts Genaueres festzustellen.

4. Histogenese der Spermien.

Die aus der zweiten Reifungsteilung hervorgehenden Spermatiden sind Zellen von ovaler Gestalt, die in ihrem Innern einmal die in einer Gruppe beisammen liegenden Karyomeren und zweitens das Idiozom (Fig. 45) bergen. Über die Entstehung des letzteren wurde bereits berichtet. Da es die Centralkörper einschließt, muß es als echtes Idiozom im Sinne von Meves gelten. Die Literatur über das Idiozom ist eine sehr umfangreiche, und die Übersicht wird dadurch erschwert, daß unter dem Namen Idiozom die heterogensten Gebilde beschrieben werden. Vielfach ist auch der Zelleinschluß, der unter dem Namen Nebenkern geschildert wird, identisch mit dem Idiozom. Platner (1886) beschreibt z. B. als Nebenkern bei *Paludina* und *Helix pomatia* einen Zelleinschluß, der seiner Entstehung nach dem hier vorliegenden Idiozom verwandt ist. Meves (1897) findet bei *Salamandra* ein aus den Polspindelfasern entstehendes Idiozom. Öttinger (1909) schildert bei *Pachyiulus*, ebenso Otte (1907) bei *Locusta* ein Idiozom, das aus den Centralspindelfasern der zweiten Reifungsspindel sich bildet. Beim Studium der Literatur über das Idiozom stellt sich heraus, daß die meisten Forscher unter dem Idiozom einen Zelleinschluß verstehen, der aus Elementen der karyokinetischen Spindel seine Entstehung nimmt.

In unserm Falle scheint das Idiozom im Gegensatz zu dem Idiozom bei andern Objekten aus Stoffbestandteilen herzustammen, die zwischen den Spindelfasern gelegen sind.

Die Umwandlung der Spermatiden zu Spermien erfolgt bei den

Ostracoden, wie schon erwähnt, teils in den Hoden, teils in deren Ausführwegen. Im folgenden werden an der Hand von zwei Reihen von Abbildungen die Veränderungen der Spermatiden bei *Notodromas monacha* und bei *Cypris ovum* besprochen. Zunächst soll immer das Verhalten der Keimzellen bei *Notodromas* betrachtet und dann das bei *Cypris ovum* damit verglichen werden.

Fig. 45 zeigte eine Spermatide von *Notodromas* kurz nach ihrer Entstehung; acht Karyomeren und das ein Centrosoma mit zwei Centriolen und Sphäre einschließende Idiozom waren für dieses Stadium charakteristisch. Nun tritt schrittweise sowohl an den Karyomeren als auch an dem Idiozom eine Veränderung ein. Die Karyomeren nähern sich gegenseitig und gehen eine Verschmelzung ein, während das Idiozom, das anfangs unregelmäßig lappige Umrisse zeigt, kugelförmig wird und das von ihm eingeschlossene Centrosoma sich vergrößert. Fig. 46 gibt eine Zelle wieder, in der die Karyomeren zu vier Vacuolen verschmolzen sind, jede enthält zwei Chromatinkörperchen; im Idiozom liegt das ein doppeltes Centriol enthaltende Centrosom mit Sphäre. Die Verschmelzung der Karyomeren schreitet weiter (Fig. 47, 48, 49), während das Idiozom völlig kugelig wird; im Innern desselben bereitet sich das Centrosom zu einer Zweiteilung vor, indem die zwei Centriolen auseinander rücken, das Centroplasma sich durchschnürt und die Sphäre sich ebenfalls in zwei Tochtersphären teilt; die Fig. 49 zeigt ein Stadium, auf dem die Verschmelzung der Karyomeren sowohl wie auch die Verdoppelung des Centrosomas im Idiozom sich bereits vollzogen hat. In dem aus den Karyomeren neu gebildeten hellen kugeligen Spermatidenkern sind drei bis vier dicke Chromatinbrocken eingeschlossen. An dem Idiozom bemerkt man die Vorbereitung zu einer Halbierung; das Centrosoma hat sich geteilt, und die Teile haben sich mit Sphären umgeben; die Centriolen besitzen eine Centrodesmose. Ganz peripher bildet sich im Idiozom ein schon auf früheren Stadien angedeuteter Strahlenkranz aus, der jetzt zu zwei Halbkugelschalen konzentrisch mit den Sphären der Centrosomen angeordnet wird.

Die innerhalb des Idiozoms an dem Centrosoma schon vollzogene Zweiteilung wird nun auch an dem Körper des Idiozoms selbst durchgeführt, indem dieses sich in zwei kugelige Teilhälften teilt, von denen jede ein Centrosoma einschließt. In jedem Tochteridiozom erfolgt sofort wieder eine Verdoppelung des Centriols, Centrosomas und der Sphäre; nun hat aber die Teilung des centralen Apparats eine Teilung des ganzen Idiozoms nicht mehr zur Folge (Fig. 50 und 51). In dem kugeligen neben den zwei neu entstandenen Idiozomen liegenden Kern ist die Verschmel-

zung des Chromatins so weit fortgeschritten, daß bloß noch zwei Chromatinkugeln zu erkennen sind.

In der Folge legen die Idiozome sich als zwei helle Blasen aneinander und bilden einen semmelförmigen Körper in der Spermatide (Fig. 52 und 53), wie ihn schon Müller (1889) beschrieben und abgebildet hat; in seinem Innern haben sich die verdoppelten Centrosomen und die Sphären zu einem unscharfen dunklen Streifen ausgestreckt, und ab und zu ist in jedem Idiozom noch ein einheitlicher äußerer Strahlenkranz zu erkennen.

Den bisher für *Notodromas* beschriebenen Veränderungen der Spermatiden entsprechen auch solche bei den Spermatiden von *Cypris ovum*. Die Bildung des Idiozoms konnte bei dieser Art kaum studiert werden, da gute Teilungsstadien am vorhandenen Material nicht aufzufinden waren; auf alle Fälle ist das Centrosoma mit seiner Sphäre bei *Cypris ovum* ein äußerst zartes Gebilde, das nach der Teilung der Spermatocyte zweiter Ordnung in eine Blase eingeschlossen wird (Fig. 54 und 55). Die Karyomeren verschmelzen frühzeitig und rasch zu einem hellen ovalen Kern, in dessen Innerm eine größere Anzahl Chromatinbrocken ebenso wie ein blaßfärbbarer Nucleolus längere Zeit sichtbar sind. Die Stadien, die dem bei *Notodromas* durch die Fig. 49 abgebildeten korrespondieren, sind für *Cypris ovum* in Fig. 56—58 wiedergegeben. Die Kernblase zeigt im wesentlichen das Aussehen, wie es eben besprochen worden ist, während das Idiozom äußerlich eine Einbuchtung zeigt, da wo es später sich durchschnürt. Im Innern des Idiozoms läßt sich das hier sicherlich in der Zweizahl vorhandene Centrosoma nicht nachweisen, hingegen ist der Innenraum des Idiozoms durchsetzt von Strahlensystemen, die in drei konzentrischen Paaren von Halbkugelschalen angeordnet sind.

Genau gleiche Bilder wie die hier für *Cypris ovum* wiedergegebenen findet Wilke (1907) an den Spermatiden von *Hydrometra*; der von ihm dort gefundene Nebenkern, der zwar andern Ursprungs ist wie das hier vorliegende Idiozom, besitzt in seinem Innern auch eine feine aus konzentrischen Schalenhälften zusammengesetzte Struktur, die Wilke auf verschiedene Dichte der Substanz zurückführt; er vergleicht das Bild, das der Nebenkern liefert, mit einer Zielscheibe; der Nebenkern besteht aus zwei kongruenten Hälften, er gibt Plasmareaktion (mit Lichtgrün-Grünfärbung); während er sich in die Länge streckt, verliert er seine innere Struktur; später wird er schließlich wie auch bei *Forficula* (Zweiger, 1907) verwendet zur Bildung der Hülle um den Achsenfaden des Schwanzes des Spermiums.

Während bei *Cypris ovum* die Verdoppelung des Idiozoms durchgeführt wird, erhält der Kern Kugelgestalt, sein Chromatin verschmilzt

so weit, daß nur noch zwei chromatische Komplexe in dem hellen Kern sichtbar sind (Fig. 59 und 60); der eine ist langgestreckt, hat eine unregelmäßig zackige Oberfläche und liegt stets in der von den Idiozomen abgekehrten Kernhälfte, während der andere kugelig und von hellem Hof umgeben ist und sich stets ganz peripher, den Idiozomen benachbart im Kern befindet. Dieser letztere chromatische Körper scheint schon auf den in den Figuren 56—58 abgebildeten Stadien vermöge seiner peripheren Lage an einem Kernpol als Sonderling unter den chromatischen Elementen erkennbar zu sein.

Die feinere Struktur der verdoppelten Idiozome ist bei *Cypris ovum* schwieriger zu studieren als bei *Notodromas*; auch hier verdoppelt sich in jedem Idiozom anfangs das Centriol (Fig. 59), um später sich dem Nachweis zu entziehen (Fig. 60), wenn sich die Idiozome anschicken sich aneinander zu legen.

Die Entwicklungsstadien, auf welchen die Spermatiden den Kern und ein Idiozom bzw. zwei geteilte Idiozome aufweisen, hat Stuhlmann (1886) bei seiner Untersuchung schon gefunden, hat sie aber falsch gedeutet, indem er sie für Reifungsteilungsstadien von Spermatocyten hielt. Später hat Müller (1889) die Spermatiden abgebildet und richtig gedeutet; er fand in ihrem Innern den Kern und die zwei »Nebenkerne«, über deren Herkunft und Bedeutung er nichts zu berichten weiß.

Die gegenseitige Näherung und Aneinanderlagerung der Idiozome geht bei *Cypris* auf analoge Weise vor sich wie bei *Notodromas*; es resultiert dabei eine Spermatide, wie sie in Fig. 61 abgebildet ist. An ihrem Kern fallen besonders die zwei vorhandenen chromatischen Bestandteile auf, von denen der eine sich stark kontrahiert hat zu einem unregelmäßigen Chromatinbrocken, während der andre kornförmige, peripher liegende sich mit einem hellen Hof umgeben hat und dem Idiozom benachbart ist. Völlig neu tritt bei *Cypris ovum* hier in die Erscheinung ein heller, kugeliger, durchscheinender, von lichtem Hof umgebener Körper, der dem Kern aufgelagert ist (Fig. 61 und 62). Seine Herkunft konnte nicht ermittelt werden, er tritt hier ganz unvermittelt in der Spermatide auf; während der folgenden Entwicklung der Spermatiden von *Cypris ovum* bleibt er jedoch stets sichtbar und nimmt eine gesetzmäßige Lagerung ein. In Fig. 62 ist ein Schnitt durch eine Spermatide abgebildet, der durch die Region geführt ist, wo Kern und Idiozome sich am nächsten treten, also durch die untere Hälfte einer Zelle wie sie die Fig. 61 wiedergibt; von den Idiozomen ist nur die oberste Haube im Schnitt, der Kern dagegen nahezu ganz; im letzteren liegt einerseits der kornförmige dunkle Körper auf der Peripherie und anderseits im Innern der unförmige

Chromatinklotz; dem Kern aufgelagert liegt der eben beschriebene helle Körper in dem Schnitt.

Das Stadium der Spermatiden mit dem semmelförmigen Idiozomenkörper bildet nun den Ausgangspunkt für eine Reihe von Umwandlungen der Spermatide. Durch die Fig. 63—71 und Fig. 71—81 werden diese Umwandlungen in zwei parallelen Reihen von Entwicklungsstadien für *Notodromas monacha* und *Cypris ovum* illustriert.

Die bisher mehr oder minder ovale Spermatide nimmt jetzt eine Formänderung vor, welche eingeleitet wird durch eine solche am Kern und den Idiozomen. Die beiden aneinander gelegten Idiozome beginnen sich nach einer Richtung in die Länge zu ziehen, dabei werden sie sehr bald spindelförmig (Fig. 63, 72, 73 und 74), das gleiche geschieht mit dem Kern; dieser hat sich bei *Notodromas* dahin verändert, daß die zuvor in ihm vorhandenen Chromatinballen zu einer großen und einer äußerst kleinen neben dieser liegenden Chromatinkugel verschmolzen sind (Fig. 63). Während Kern und Idiozome spindelförmig werden, schieben sie sich gegenseitig übereinander hinüber; dieser Prozeß wird für *Cypris ovum* durch die Fig. 72—78 erläutert. Das Endresultat dieser Übereinanderschiebung der Idiozome und des Kernes ist das, daß ihre beiderseitigen Spindelenden je zusammentreffen und, daß Kern und Idiozome in der Spermatide innig vereinigt eine helle Spindel bilden, während die ganze Spermatide ebenfalls Spindelform angenommen hat (Fig. 65—68 [*Notodromas*] und Fig. 78 bis 80 [*Cypris*]). Diese Umwandlung der Spermatiden in spindelförmige Zellen wurde schon von Stuhlmann und von Müller gesehen und geschildert.

Bei *Cypris ovum* ist das Übereinanderrücken von Kern und Idiozomen von besonderem Interesse, da die beiden zuvor besprochenen Gebilde in der Spermatide, der helle Körper außerhalb des Kernes und das schwarze Korn auf der Kernperipherie dabei eine gesetzmäßige Lageveränderung durchmachen. Der helle Körper rückt an den einen Spindelpol des Kernes und schiebt sich mit diesem über die Idiozome weg (Fig. 73, 74, 75, 76 und 77). Das dunkle Korn dagegen verlagert sich an den benachbarten Pol der Idiozomenspindel und wandert in der entgegengesetzten Richtung wie der helle Körper über den Kern hinweg. Schließlich liegt dann der helle Körper vor dem noch unregelmäßig geformten Chromatinkomplex des Kernes in der Nähe des einen Spindelpols (Fig. 79 und 80), während das dunkle Korn sich am entgegengesetzten Spindelpol als oft scheinbar doppelt vorhandenes schwarzes, etwas in die Länge gezogenes Körperchen befindet (Fig. 76).

Die spindelförmigen Zellen bestehen also aus einer dreiteiligen, von

einem Plasmamantel umhüllten Spindel; in dieser Spindel läßt sich an den Präparaten der Kern von den Idiozomen durch seine etwas hellere Farbe unterscheiden; die Idiozome färben sich mit den üblichen Plasmafarbstoffen. Im Innern jedes Idiozoms ist sehr oft, sowohl bei *Notodromas* als auch bei *Cypris ovum* ein dunklerer, häufig etwas geschlängelter Streifen sichtbar, der von Spindelpol zu Spindelpol zieht (Fig. 65—67 und Fig. 78—80). Der Kern besitzt bei *Notodromas monacha* den hellen Körper nicht, dagegen liegt an der entsprechenden Stelle vor dem hier noch kugeligen Chromatinkomplex regelmäßig ein kleines punktförmiges chromatisches Körperchen (Fig. 65 und 68). Sehr oft sieht man in der Spermatide Kern und Idiozome so übereinander gelegen, als ob sie eine einzige Spindel bildeten (Fig. 67 und 68); dann geben jedoch Querschnittsbilder eindeutigen Aufschluß über die gegenseitige Lage von Kern und Idiozomen. Fig. 69 und 70 zeigen Schnitte durch spindelförmige Zellen auf der Höhe des Chromatinkomplexes des Kernes, Fig. 71 zeigt einen solchen Schnitt durch eine mehr dem Ende der Spermatide benachbarte Region; für *Cypris ovum* gibt die Fig. 81 ein den Querschnitten in Fig. 69 und 70 entsprechendes Bild; hier liegt auch der für *Cypris ovum* charakteristische Körper im Schnitt.

Die spindelförmigen Spermatiden erfahren fortan eine Streckung nach ihrer Längsachse; Kern und Idiozome werden zu einer sehr langen und dünnen Spindel ausgezogen, welche von einem dünnen Plasmamantel umgeben ist (Fig. 82). Es beginnt sich nun an der Spermatide ein Kopfteil und ein Schwanzteil zu differenzieren. Der Kopfteil wird dadurch gekennzeichnet, daß dort im Kern die bei *Notodromas monacha* anfangs noch kugelige Chromatinmasse desselben und davor nach dem Spindelpol zu gelegen das kleine chromatische Körperchen sich befindet. Das Schwanzende verjüngt sich allmählich und wächst in die Länge. Der Anfang des Längenwachstums der Spermatiden von *Notodromas* ist in den Fig. 82—85 abgebildet; der Kern hebt sich, wenn auch oft schwer erkennbar, durch seine etwas hellere Färbung von den zwei Idiozomen ab; über die Art und Weise, wie sich die drei Teile, Kern und Idiozome, der Spermatide zusammengelegt haben, geben die Querschnittsbilder Fig. 84 Aufschluß; zwei derselben treffen die Region des Chromatinkörpers des Kernes, das andere eine dahinter gelegene Region der Spermatide. Der Querschnitt zeigt, wie der Kern und die Idiozome eng aneinander gelegt sind, so daß sie zusammen die Spermatide als ein dreiteiliges, schlauch- oder röhrenförmiges an den Enden zugespitztes Gebilde durchziehen. Das Plasma der Spermatiden besitzt auch hier seine typische Granulation. Während sich die Spermatide weiter verlängert, wird der bei *Notodromas*

bisher kugelige Chromatinkörper des Kernes oval (Fig. 85) und schließlich stäbchenförmig (Fig. 86); vor ihm liegt das dunkle Körperchen.

Die Veränderungen, die die spindelförmige Spermatide von *Cypris ovum* durchmacht, sind im wesentlichen analoger Art (Fig. 96—103). Der Chromatinkomplex des Kernes nimmt bei *Cypris ovum* schon frühzeitig Stäbchenform an (Fig. 96); am Kopfende der Spermatide befindet sich stets der für *Cypris ovum* charakteristische helle Körper vor dem Chromatin (Fig. 97, 99, 100 und 101). Bei den in diesen Figuren abgebildeten Kopfenden von Spermatiden hebt sich der Kern kaum von den ihm anliegenden Idiozomen ab; der Innenkörper der Spermatiden sieht hier aus, als ob er ein einheitliches Gebilde sei; daß er jedoch aus den drei schon beschriebenen Teilen besteht, zeigt die Fig. 98, welche den Querschnitt durch die Kopfregion einer Spermatide vom Stadium der Fig. 97 oder 99 abbildet. Die zwei Idiozome und der Kern haben sich dicht aneinander gelegt; auf dem Schnitt ist das quergetroffene Chromatinstäbchen des Kernes sowie der helle Körper sichtbar. Das Kopfende einer sehr stark in die Länge gezogenen Spermatide wird durch Fig. 101 abgebildet; Fig. 102 und 103 geben zwei Querschnittbilder durch verschiedene Regionen derselben. Am Kopfende kann man bei den Spermatiden der beiden Arten ein neu entstehendes, dunkles über die Enden der Idiozome und des Kernes als Haube gestülptes Gebilde erkennen (Fig. 86, 99 und 100), welches erst später deutlich hervortritt.

Während die schlauchförmige Spermatide ihre maximale Längsstreckung erfährt, wird sie fadendünn; sie besitzt dann einen hellen, nur auf Querschnitten dreiteilig erscheinenden Centralkörper, der von der dünnen und zarten Plasmamasse umhüllt ist (Fig. 104 und 105 [*Cypris ovum*]). Sogleich bereitet die Spermatide eine letzte Formveränderung vor, indem sie sich zu einem Bande umgestaltet. Diese Umwandlung der Spermatide kann an Querschnitten schrittweise verfolgt werden. Die bei sehr starker Vergrößerung gezeichneten Fig. 87—92 erläutern diesen Vorgang für *Notodromas monacha*. Fig. 87 gibt Schnitte durch Spermatiden, die auf dem Stadium der Entwicklung stehen, wie sie in Fig. 104 und 105 für *Cypris ovum* abgebildet sind; der helle Kern und die etwas dunkler gefärbten Idiozome liegen im Dreieck geordnet mit kreisförmigen Querschnitten; die drei röhrenförmigen Teile des Centralkörpers der Spermatide sind etwas auseinder getreten, so daß sie auf Schnitten sich kaum mehr berühren, und der Plasmamantel zeigt hier noch eine gleichmäßige Granulation. Bald tritt aber in der Spermatide zu beiden Seiten des Kernes hinter den Idiozomen eine Verdichtung derselben ein, welche sich auf Schnitten durch starke Dunkelfärbung zu erkennen gibt (Fig. 88

und 89). Diese Plasmaverdichtung entsteht durch Anhäufung der Körnchen desselben in zwei der Länge nach beiderseits vom Kern durch die Spermatide verlaufenden Streifen; diese Streifen verbreitern und verstärken sich (Fig. 90) und scheinen eine gewisse Konsistenz zu besitzen, die es ihnen ermöglicht, das Plasma seitlich auszubuchten; zugleich verdichtet sich auch die Granulation des Plasmas um den Kern herum und besonders auf dessen nach außen gekehrter Seite. Die seitlichen Ausbuchtungen, die durch die besprochene Plasmadifferenzierung hervorgerufen werden, nehmen an Umfang zu, so daß die Spermatide ihrer ganzen Länge nach zwei vom Kern aus hinter den Idiozomen entspringende seitliche Lamellen erhält (Fig. 91); diese werden so breit, daß die Spermatide bald als ein langes Band mit einer dreiteiligen Mittelrippe erscheint; ein kurzer Abschnitt aus derselben wird durch die Fig. 94 und 95 dargestellt. Die Idiozome ziehen als zwei helle Röhren auf der Unterseite, der Kern als dunkle, von einer Körnchenscheide umhüllte Röhre auf der Rückenseite der breiten bandförmigen Spermatide entlang; Fig. 92 zeigt den Querschnitt der Spermatide auf diesem Stadium; schwarz färbt sich mit Eisenhämatoxylin die um den Kern und in den seitlichen Lamellen verdichtete Körnchenmasse; die Idiozome sind in zwei hellen Kreisschnitten getroffen. Das Endergebnis der Umwandlung der Spermatiden von *Cypris ovum* zu bandförmigen Körpern wird durch die Fig. 106 und 107 erläutert. Schließlich ist noch die Gestalt des Kopfes einer solchen bandförmigen Spermatide von Interesse; Fig. 93 stellt ein Kopfstück einer Spermatide dar; es ist entsprechend vergrößert wie die Fig. 94 und 95. An demselben ist zu sehen, daß das Band sich langsam verjüngt, zwar hat sich dasselbe etwas eingerollt, was am Querschnitt sichtbar ist. Am vordersten zugespitzten Ende hat sich das früher erwähnte dunkle, über Kern- und Idiozomenden gestülpte Gebilde zu einer zuckerhutförmigen Kappe herausdifferenziert, später wird es zum Perforatorium des Spermiums. Im Kern ist hier das langgezogene Chromatinstäbchen sichtbar; gewöhnlich kann es jedoch nicht mehr nachgewiesen werden, da der Kern, der von der dunkeln Scheide eingehüllt ist, keine inneren Strukturen mehr erkennen läßt. Eventuell sind die dunkeln, die Scheide um den Kern bildenden Körnchen als Mitochondrien anzusprechen; Öttinger (1909) stellte bei Myriopoden fest, daß die Mitochondrien eine Hülle um den Kern erzeugen. Die bei den Ostracoden um den Kern ebenso wie in den seitlichen Lamellen der Spermatide verdichtete Körnchenmasse scheint die Funktion einer Stützvorrichtung zu übernehmen.

Die lange bandförmige Spermatide verläßt schließlich, wie schon eingangs erwähnt, den Hoden, um im Ausführungsgang desselben, sowie

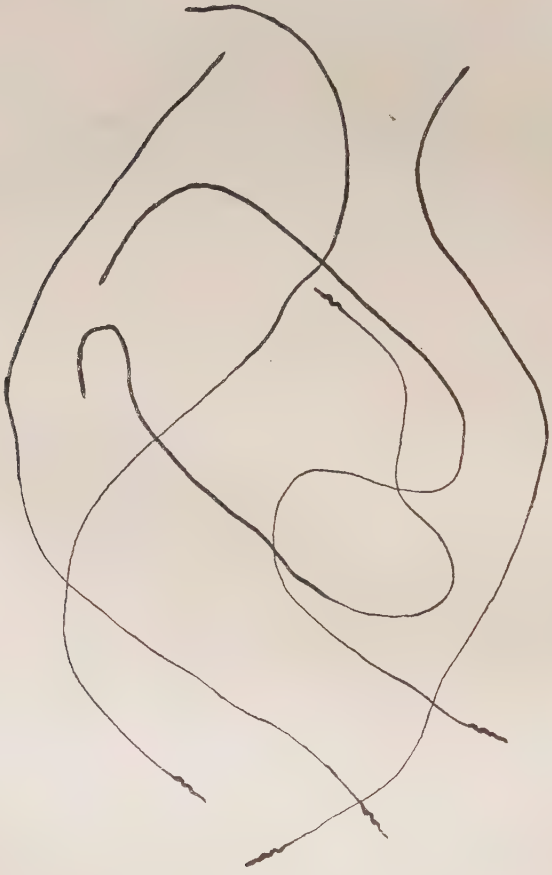
in dem langen Blindsack und im Vas deferens ihre endgültige Entwicklung durchzumachen. Während sie in den Ausführungsgang des Hodens und in den Blindsack wandert, vollendet sie ihre Verbreiterung zu einem bandförmigen Körper; vom schwach verjüngten Kopfende bis etwas über die Mitte ihrer ganzen Länge stellt sie ein breites Band dar, wie es durch die Figuren 93—95 fragmentweise abgebildet ist; dann verschmälert sich dasselbe sehr rasch, indem die seitlichen Lamellen nahezu verschwinden, um in einen fadendünnen Streifen auszulaufen; durch das ganze Band hindurch läuft der helle Centralfaden, den STUHLMANN (1886) und MÜLLER (1889) schon abgebildet haben; er ist dreiteilig bis zu der Stelle, wo die Spermatide sich zu dem dünnen Endabschnitt verjüngt; von dort aus besteht er, soweit es am Querschnitt zu eruieren war, bloß noch aus den doppelten Idiozomen, während der Kern nicht weiter verfolgt werden kann. Die Idiozome durchziehen also die Spermatide vom Kopfende bis zum äußersten Ende des schwanzartig verjüngten Endabschnitts, während der Kern bloß vom Kopf bis zur Stelle reicht, wo dieser Schwanzabschnitt beginnt. MÜLLER hat die Verhältnisse an der bandförmigen Spermatide offenbar schon richtig beobachtet, aber nicht zutreffend gedeutet; er findet auch den durch die ganze Spermatide hindurchziehenden Centralfaden; das, was jedoch als Kern zu betrachten wäre, hält er für das kontraktile Band, das vom Kopf bis zum Beginn des Schwanzteiles reicht, und dem er in seiner Hypothese über die Art des Zustandekommens der Spiraldrehung der Spermien eine besondere Bedeutung beimißt.

Die Spermatide hat das eben beschriebene Aussehen, wenn sie aus dem Blindsack in das Vas deferens eintritt; dort erfährt sie, wie schon erwähnt, ihre Spiraldrehung. Anfangs sind die Spiraltouren nur gering an Zahl, später werden sie zahlreicher; Fig. 108 zeigt eine Partie aus einer spiralig gewundenen Spermatide; schließlich legen sich jedoch die Spiraltouren eng aneinander, und die Spermatide wird zu dem vom Kopfende bis zu dem äußersten Ende des Schwanzfadens seilartig gedrehten Spermium; mitten über jede Spiraltour zieht jeweils der helle Centralfaden, an dem oft auch der Kern als dunkler Streif zu erkennen ist. Die Fig. 109 bis 111 bilden einige Abschnitte aus den langen Spermien von *Notodromas* ab, entsprechende Bilder, werden für die im Verhältnis zur Größe des Tieres enorm langen Spermien von *Cypris ovum* durch die Fig. 112—115 gegeben. Im Vas deferens umgibt sich das Spermium, nachdem es seine Spiraldrehung erfahren hat, mit einer hyalinen, gallertigen Hülle; diese schließt das ganze Spermium vom Kopf bis zum Schwanzende ein und auf ihrer Oberfläche bilden sich alle Drehungsver-

hältnisse des Spermiums ab; in den Abbildungen ist diese Gallerthülle jeweils angedeutet.

Ein fertiges Spermium ist also ein seilartig gewundener Faden, der aus zwei Abschnitten besteht, einem dicken, etwa die halbe Länge des-

Textfig. 2.



selben ausmachenden Körper, in dem das Spermium sich als breites Band in engen Windungen aufgerollt hat, und einem fadendünnen Schwanzteil. Die Windungen des Bandes sind so dicht aneinander gerückt, daß man nur durch einen dünnen Spalt jeweils zwischen zwei Touren in den konkaven Innenraum des Spermiums sieht. Auf jeder Spiraltour erkennt man den Centralfaden (= Kern + Idiozome) als hellen Streifen (Fig. 110 und 113). Der Kern ist im Spermium vom Kopf bis zum Beginn des

Schwanzfadens enthalten, und der Übergang vom Körper des Spermiums in den Schwanzfaden ist ein allmählicher (Fig. 111 und 114), indem dort das aufgerollte Band seine seitlichen Lamellen successive verschmälert und als schmaler die Idiozome in seiner Mittellinie bergender gewundener Streifen sich fortsetzt. Der gewundene Schwanzfaden läuft bei *Notodromas monacha* in gerader Linie aus und hat ungefähr die Länge des Körpers des Spermiums, während er bei *Cypris ovum* sich an seinem äußersten Ende etwas verdickt und in korkzieherartige Windungen legt (Fig. 115). Der Kopf des Spermiums ist wenig verjüngt und trägt an seiner Spitze ein pfeilspitzförmiges, hyalines Perforatorium (Fig. 109 und 112).

Textfig. 3.

In dem hier beschriebenen Zustand werden die reifen Spermien durch die beiderseitigen Ejakulationsapparate des Männchens entlassen. Zenker und Stuhlmann haben schon gefunden, daß die Spermien der beiden Antimeren des Tieres in verschiedenem Sinne gedreht sind.

Schließlich ergibt sich noch bei der Betrachtung der beiden Textfiguren 2 und 3, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, die Tatsache, daß die Spermien von *Cypris ovum* geradezu die doppelte Länge derer von *Notodromas monacha* besitzen. Die winzig kleine Art *Cypris ovum* erzeugt also Samenfäden, die diejenigen der etwa stecknadelkopfgroßen Art *Notodromas monacha* an Länge weitaus übertreffen und im Vergleich zur Größe des Tieres selbst eine enorme Länge aufweisen.

E. Zusammenfassung.

1. Bei *Notodromas monacha* und *Cypris ovum* tritt im Hoden stets das Synapsisstadium auf.

2. Nach der Synapsis löst sich das Chromatinknäuel auf, und man findet bei *Notodromas* im Kern der Spermatocyte acht band- oder schleifenförmige Chromosomen.

3. Die Chromosomen lockern sich während des Wachstums der Spermatocyten auf und werden bei *Notodromas* unsichtbar, während sie bei *Cypris ovum* als lange, meist peripher im Kern verlaufende Fäden sichtbar bleiben.

4. Am Ende der Wachstumsperiode erscheinen bei *Notodromas* im Kern der Spermatocyten die Chromosomen wieder als lockere Fäden, währernd im Plasma Substanzeinschlüsse auftreten, die offenbar zu den Dotterkernen der Ostracodeneier in Beziehung stehen.

5. In der Prophase der ersten Reifungsteilung stellen die Chromosomen Doppelstäbchen dar, die sich schrittweise verdichten und kontrahieren. Die Zahl der Chromosomen beträgt in der Äquatorialplatte von *Notodromas monacha* acht. Die Cytocentren bestehen aus den Centrosomen mit einem Centriol, das sich frühzeitig verdoppelt, und den dieselben umgebenden Sphären. Während der Kern sich auflöst und die Chromosomen sich in die Äquatorialebene der spindelförmigen Spermatocyten einordnen, rücken die Centrosomen an die Pole der Spermatocyte und büßen dabei die Sphären ein. Am Spindelfasersystem kann man eine Centralspindel von einem peripheren Fasersystem unterscheiden.

6. In den Anaphasen und Telophasen persistiert das centrale Spindelfasersystem, während die peripheren und polaren Spindelfasern frühzeitig verschwinden. Die Centrosomen rücken von den spitzen Zellpolen in das Plasma hinein und umgeben sich von neuem mit einer Sphäre, um mit dieser in einen hellen Hof eingelagert zu werden.

7. Ein interkinetisches Ruhestadium des Kernes tritt nicht ein.

8. In den Prophasen der zweiten Reifungsteilung erfahren die anfangs kleinen Cytocentren ein starkes Wachstum, während die sie umgebenden hellen Höfe schrittweise verschwinden; zugleich erscheinen zwischen den Spindelfasern lange Reihen von hellen Vacuolen; unter Verlust der Sphären rücken dann die Centrosomen nach den Polen der spindelförmigen Spermatocyten. Die zweigeteilten Chromosomen sind in helle Höfe eingeschlossen.

9. Die Anaphasen und Telophasen der zweiten Reifungsteilung haben viel Gemeinsames mit denen der ersten Teilung; auch hier sinkt das Centrosoma in das Zellinnere zurück, umgibt sich mit einer Sphäre und wird mit dieser in einen hellen Hof eingehüllt. Die Bildung dieses Hofes, der zum Idiozom der Spermatide wird, läßt sich hier verfolgen. Die in langen Reihen zwischen den Spindelfasern liegenden Vacuolen wandern polwärts, ordnen sich dort im Kreise um das Cytocentrum und verschmelzen allmählich zu einem einheitlichen Vacuolenraum, der das Cytocentrum in sich birgt.

10. In den Spermatiden liegen anfangs acht Karyomeren und das Idiozom mit dem Cytocentrum. Das Idiozom entsteht aus Stoffelementen, die zwischen den Fasern der karyokinetischen Spindel gelegen sind.

11. Die kugelig-ovale Spermatide behält ihre Gestalt bei, während die Karyomeren zu einem Kern verschmelzen und das Idiozom eine Zweiteilung erfährt, welch letzterer eine Verdoppelung des Centrosoms mit der Sphäre vorangeht.

12. In dem nun doppelt vorhandenen Idiozom teilt sich das Centrosoma mit der Sphäre aufs neue; bald aber legen sich die zwei Idiozome aneinander und liefern einen semmelförmigen Zelleinschluß, wobei die Centralapparate in ihrem Innern sich der Beobachtung entziehen; gleichzeitig verschmilzt das Chromatin im Spermatidenkern zu einem großen Komplex und zu einem daneben liegenden kleinen Korn; bei *Cypris ovum* liegt dieses kleine Korn stets peripher und den Idiozomen benachbart. Außerdem tritt bei *Cypris ovum* ganz unvermittelt ein heller, von lichtem Hof umgebener kugeliger Körper auf, der dem Kern aufgelagert ist und fernerhin in der Spermatide stets eine gesetzmäßige Lagerung beibehält.

13. Die Spermatiden werden spindelförmig, indem der semmelförmige Idiozomkörper sowie der Kern in ihrem Innern spindelförmig werden und sich gegenseitig übereinanderschieben. Dabei verlagert sich bei *Cypris ovum* das dunkle Korn des Kernes an den einen Spindelpol, während der große Chromatinkomplex und der helle dem Kern aufgelagerte Körper sich etwas gegen den entgegengesetzten Spindelpol verschieben; bei *Notodromas* bleibt das kornförmige Chromatinkörperchen des Kernes stets neben dem großen Chromatinkomplex liegen.

14. Die spindelförmigen Spermatiden strecken sich schließlich nach ihrer Längsachse sehr stark, wobei sich an ihnen ein Kopfende und ein Schwanzende differenziert; am Kopfe liegt stets der große Chromatinkomplex des Kernes; bei *Notodromas* befindet sich vor demselben das dunkle Chromatinkörnchen, während man bei *Cypris ovum* an derselben Stelle den hellen Körper entdeckt.

15. Während die Spermatiden sich in die Länge strecken, werden sie anfangs schlauchförmig und schließlich bandförmig, indem durch Verdichtung plasmatischer Elemente zwei seitliche Lamellen an ihnen hervortreten; die Granulation des Plasmas wird besonders dicht in diesen seitlichen Lamellen und im unmittelbaren Umkreis des Kernes.

16. In der bandförmigen Spermatide ist der Chromatinkomplex des Kernes stäbchenförmig geworden. Am Kopfende bildet sich ein Perforatorium aus.

17. Die bandförmigen Spermatiden werden schließlich beim Passieren des Vas deferens spiralig gedreht und von einer Gallerthülle umgeben, so daß sie das Aussehen eines Seiles erhalten.

18. Das seilartig gewundene Spermium gliedert sich in zwei etwa gleichlange Abschnitte, in einen dickeren, den Körper, von dem sich ein Kopfende nicht abhebt, und in einen fadendünnen Schwanzteil.

Literaturverzeichnis.

Boveri. 1900. Zellenstudien. Hft. IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

Brauer. 1893. Die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.

Erlanger. 1896—97. Spermatogenetische Fragen. Zoolog. Centralblatt. Jahrg. III und IV.

Flemming. 1880. Über die Entwicklung der Samenfäden bei Salamandra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.

—— 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIX.

—— 1888. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXI.

—— 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

Gurwitsch. 1900. Idiozom und Centralkörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI.

—— 1904. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Häcker. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I.

Henderson. 1907. Zur Kenntnis der Spermatogenesis von Dytiscus marginalis. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXXVII.

Henking. 1891. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LI.

Hermann. 1891. Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

—— 1897. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. mikr. Anat. Bd. L.

v. Korff. 1899. Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV.

Korschelt. 1906. Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen. Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellschaft 1906.

Lenhossek. 1898. Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. mikr. Anat. Bd. LI.

Mayer. 1908. Die Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. u. Ont. Bd. XXV.

Meves. 1897. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII.

—— 1897. Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. L.

—— 1899. Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV.

Meves. 1900. Über den von v. la Valette entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI.

Müller. 1889. Die Spermatogenese der Ostracoden. Zool. Jahrbücher, Abt. Anat. u. Ont. Bd. III.

Oettinger. 1909. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Otto. 1907. Samenreifung und Samenbildung von Locusta viridissima. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. XXIV.

Platner. 1886. Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI.

Vom Rath. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.

—— 1893. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

Schleip. 1909. Vergleichende Untersuchungen der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

Schweiger-Seidel. 1865. Über die Samenkörper und ihre Entwicklung. Arch. mikr. Anat. Bd. I.

Spitschakoff. 1909. Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden. Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Stuhlmann. 1886. Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und zur Spermatogenese der Cypriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

v. la Valette St. George. Über die Genese der Samenkörper. Arch. mikr. Anat. Bd. I, III, XII, XV.

Vejdowsky und Mrazek. 1903. Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Untersuchungen am Rhynchelmis-Eie. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII.

Wilke. 1907. Die Spermatogenese von Hydrometra lacustris. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXV. (42).

Woltereck. 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIV.

Zenker. 1854. Monographie der Ostracoden. Wiegmanns Arch. f. Naturgesch. Bd. XX.

Zweiger. 1907. Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXV. (42.)

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Arbeitstischhöhe gezeichnet, und zwar mit Ausnahme der Fig. 87—95 mit Zeiss' Apochrom. Immers. 1,5 und Kompens.-Oc. 6; die Fig. 87—95 sind stärker vergrößert mit Kompens.-Oc. 12.

Tafel XVI.

Wachstumsstadien.

Fig. 1 u. 2. Präsynaptische Stadien von *Notodromas*.

Fig. 3—5. Synapsis von *Notodromas*.

Fig. 6. Synapsis von *Cypris ovum.*
Fig. 7—9. Auflösung des Synapsisknäuels bei *Notodromas.*
Fig. 10. Isolierte Chromosomen bei *Notodromas.*
Fig. 11. Isolierte Chromosomen bei *Cypris ovum.*
Fig. 12—14. Auflockerung der Chromosomen bei *Notodromas.*
Fig. 15. Auflockerung der Chromosomen bei *Cypris ovum.*
Fig. 16—19. Unsichtbarwerden der Chromosomen und Auftreten der Dotterkerne, Fig. 18 und 19 bei *Notodromas.*
Fig. 20 u. 21. Dauernd sichtbare Chromosomen bei *Cypris ovum.*
Fig. 22. Wiedererscheinen der Chromosomen bei *Notodromas.*

Reifungsstadien.

Fig. 23—25. Prophasen I von *Notodromas.*
Fig. 26—27. Prophasen I von *Notodromas.*
Fig. 28. Chromosomenformen in der Prophase von *Cypris ovum.*
Fig. 29 u. 30. Ende der Prophasen von *Notodromas.*
Fig. 31 u. 32. Querschnitte durch Äquatorialplatten.
Fig. 33—35. Metaphasen I von *Notodromas.*

Tafel XVII.

Fig. 36. Anaphase I von *Notodromas.*
Fig. 37. Telophase I von *Notodromas.*
Fig. 38. Prophase II von *Notodromas*
Fig. 39. Anaphase II von *Notodromas.*
Fig. 40—43. Telophasen II von *Notodromas*; Bildung des Idiozoms und der Karyomeren.
Fig. 44. Telophase II von *Notodromas.*

Umwandlungsstadien der Spermatiden.

Fig. 45 u. 46. Spermatiden mit Karyomeren und Idiozom bei *Notodromas.*
Fig. 47—49. Verschmelzung der Karyomeren und Vorbereitung des Idiozoms zur Zweiteilung bei *Notodromas.*
Fig. 50 u. 51. Spermatiden mit Kern und zwei Idiozomen bei *Notodromas.*
Fig. 52 u. 53. Aneinanderlagerung der Idiozome bei *Notodromas.*
Fig. 54 u. 55. Spermatiden mit Kern und Idiozom in Bildung bei *Cypris ovum.*
Fig. 56—58. Vorbereitung des Idiozoms zur Zweiteilung bei *Cypris ovum.*
Fig. 59 u. 60. Spermatiden mit zwei Idiozomen bei *Cypris ovum.*
Fig. 61 u. 62. Aneinanderlagerung der Idiozome, Auftreten des hellen Körpers; Fig. 62 stellt einen Schnitt durch eine Spermatide dar. Bei *Cypris ovum.*
Fig. 63—68. Spindelförmigwerden der Spermatiden von *Notodromas.*

Tafel XVIII.

Fig. 69—71. Querschnitte durch spindelförmige Spermatiden von *Notodromas.*
Fig. 72—80. Spindelförmigwerden der Spermatiden von *Cypris ovum.*
Fig. 81 Querschnitt durch eine spindelförmige Spermatide von *Cypris ovum.*
Fig. 82. Längsstreckung der spindelförmigen Spermatide von *Notodromas.*
Fig. 83. Kopfstück einer gestreckten Spermadite von *Notodromas.*

Fig. 84. Querschnitte durch eine solche Spermatide.

Fig. 85 u. 86. Kopfstücke durch sehr stark längsgestreckte Spermatiden von *Notodromas.*

Fig. 87—92. Querschnitte durch sehr lange Spermatiden bei stärkerer Vergrößerung. (Oc. 12). Schrittweises Bandförmigwerden der Spermatiden von *Notodromas.*

Fig. 93. Kopfstück einer bandförmigen Spermatide von *Notodromas.*

Fig. 94 u. 95. Fragmente aus bandförmigen Spermatiden von *Notodromas.* (Oc. 12.)

Fig. 96. Längsstreckung der spindelförmigen Spermatide von *Cypris ovum.*

Fig. 97, 99, 100 u. 101. Kopfstück von stark längsgestreckten Spermatiden von *Cypris ovum.*

Fig. 98, 102 u. 103. Querschnitte durch solche Spermatiden.

Fig. 104 u. 105. Querschnitt und Fragment aus einer maximal längsgestreckten Spermatide von *Cypris ovum.*

Fig. 106 u. 107. Querschnitt und Fragment aus einer bandförmigen Spermatide von *Cypris ovum.*

Fig. 108. Beginnende Spiraldrehung der Spermatide bei *Notodromas.*

Fig. 109—111. Abschnitte aus einem fertigen Spermium von *Notodromas.*

Fig. 112—115. Abschnitte aus einem Spermium von *Cypris ovum.*

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2

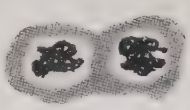


Fig. 3.

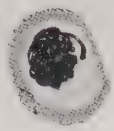


Fig. 4.

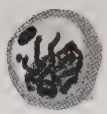


Fig. 5.

Fig. 12.

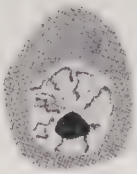


Fig. 13.

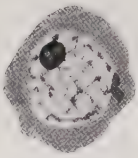


Fig. 14.

Fig. 15.

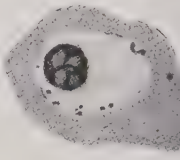


Fig. 16.

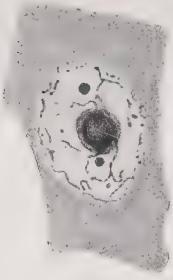


Fig. 21.

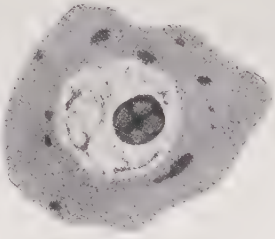


Fig. 22.

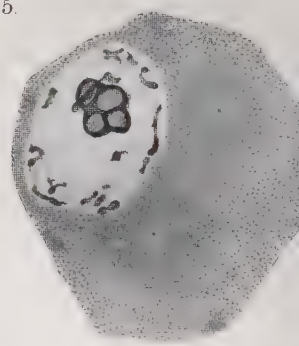


Fig. 23.

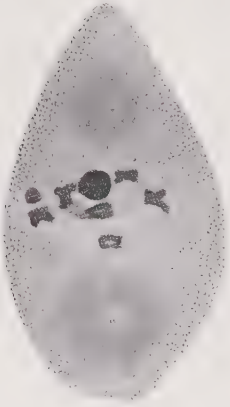


Fig. 27.

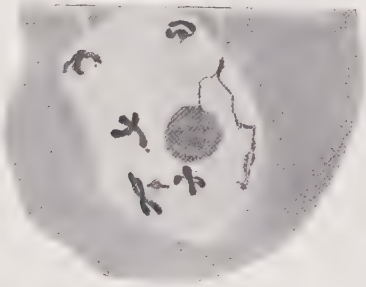


Fig. 28.

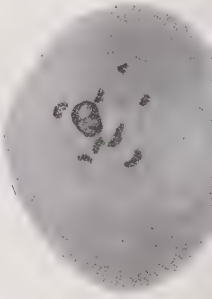


Fig. 29.

Fig. 31.

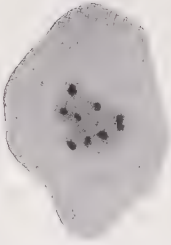


Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

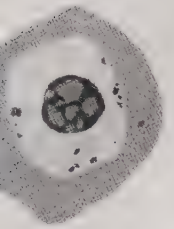


Fig. 17.

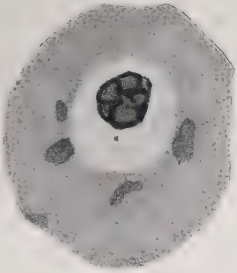


Fig. 18.

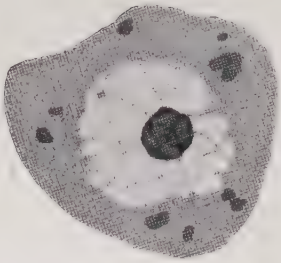


Fig. 19.

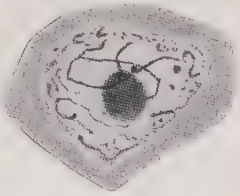


Fig. 20.

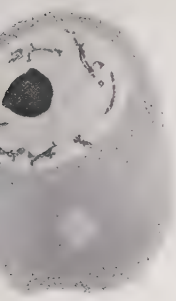


Fig. 24.

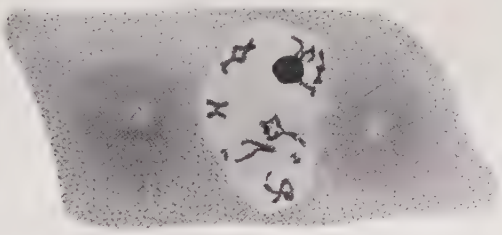


Fig. 25.

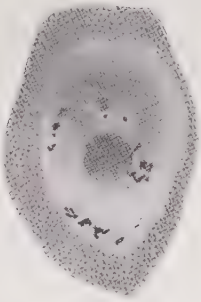


Fig. 26.

Fig. 30.

Fig. 34.

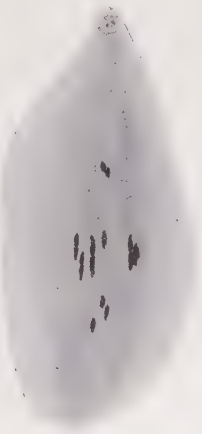


Fig. 35.

Fig. 36.

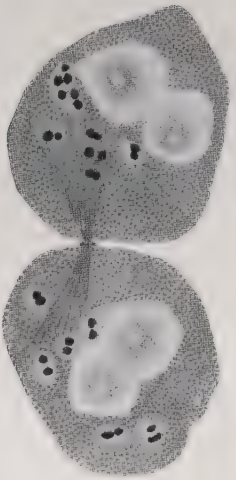


Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 39

Fig. 47.

Fig. 45.

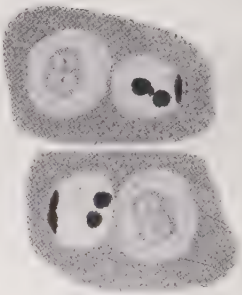


Fig. 49.

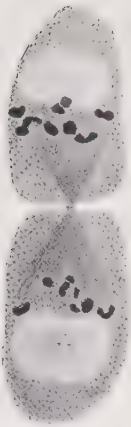


Fig. 44.

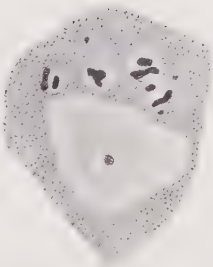


Fig. 46.

Fig. 48.

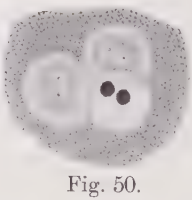


Fig. 50.

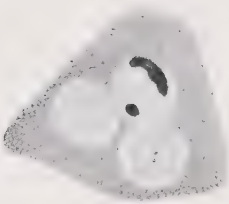


Fig. 59.

Fig. 60.

Fig. 61.

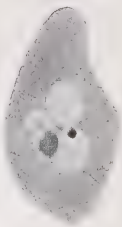


Fig. 62.

Fig. 40.

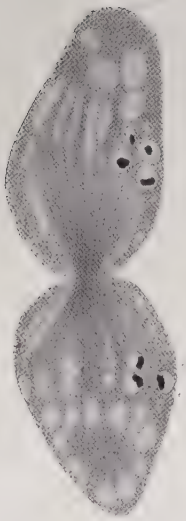


Fig. 41.

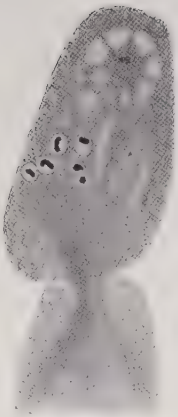


Fig. 42.

Fig. 43.

Fig. 51.

Fig. 53.

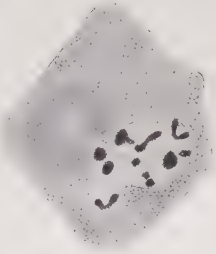


Fig. 54.

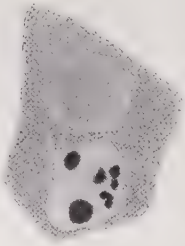


Fig. 55.

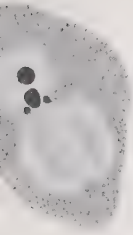


Fig. 52.

Fig. 56.

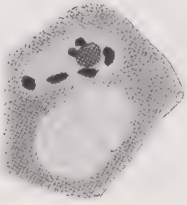


Fig. 57.

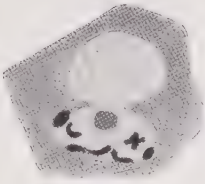


Fig. 58.

Fig. 64.

Fig. 65.

Fig. 66.

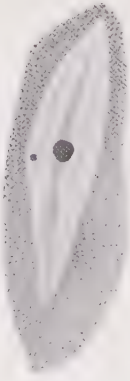


Fig. 67.

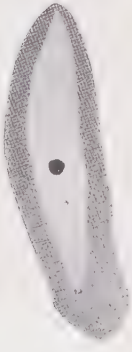


Fig. 68.

mann in Leipzig.

Fig. 69.

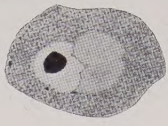


Fig. 70.

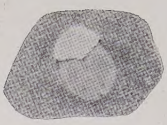


Fig. 71.

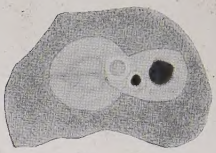


Fig. 72.

Fig. 82.

Fig. 74.

Fig. 75.

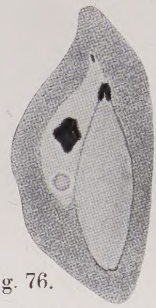


Fig. 76.

Fig.

Fig. 78.

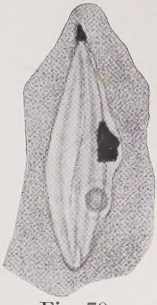


Fig. 79.

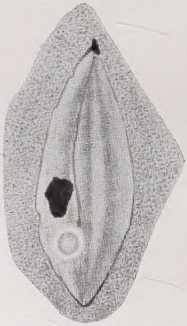
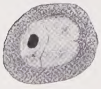


Fig. 80.

Fig.



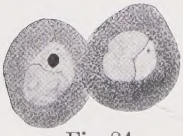


Fig. 84.

Fig. 83.

Fig. 85.

Fig. 86.

Fig. 8

Fig. 8

Fig.

Verlag von Wilhel

3.

Fig. 90.

Fig. 91.

Fig. 92.

Fig. 93.

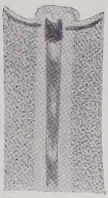


Fig. 94.

Fig. 95.

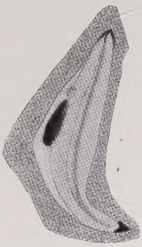


Fig. 96.

Fig. 97.

Fig. 98.

Fig. 103.

Fig. 99.

Fig. 100.

Fig. 101.

Fig. 102.

Fig. 104.

Fig. 112.

Fig. 105.

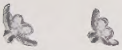


Fig. 106.

Fig. 107.

Fig. 109.

Fig. 108.

Fig. 110.

Fig. 111.

Fig. 113.

Fig. 114.

Fig. 115.

ann in Leipzig.